# ZEITSCHRIFT

FÜR

# WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

BEGRÜNDET VON

CARL THEODOR V. SIEBOLD
UND ALBERT V. KÖLLIKER

HERAUSGEGEBEN VON

**ERNST EHLERS**
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU GÖTTINGEN

## HUNDERTVIERTER BAND

MIT 79 FIGUREN IM TEXT UND 23 TAFELN

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1913

F632
16

1809

# Inhalt des hundertvierten Bandes

## Erstes Heft

Ausgegeben den 28. Januar 1913


Seite

J. J. Schmalhausen, Zur Morphologie der unpaaren Flossen. II. Bau und Phylogenese der unpaaren Flossen und insbesonders der Schwanzflosse der Fische. Mit 14 Figuren im Text und Tafel I und II. . . 1

A. W. Jakubski, Studien über das Gliagewebe der Mollusken. I. Teil. Lamellibranchiata und Gastropoda. Mit Tafel III—V . . . . . 81

L. von Ubisch, Die Anlage und Ausbildung des Skeletsystems einiger Echiniden und die Symmetrieverhältnisse von Larve und Imago. Mit 3 Figuren im Text und Tafel VI und VII . . . . . 119

Hans Blunck, Das Geschlechtsleben des Dytiscus marginalis L. 2. Teil. Die Eiablage. Mit 2 Figuren im Text . . . . . 157


## Zweites Heft

Ausgegeben den 4. Februar 1913


Arthur Nabert, Die Corpora allata der Insekten. Mit 8 Figuren im Text und Tafel VIII—XII . . . . . 197


## Drittes Heft

Ausgegeben den 4. März 1913


Friedrich Schick, Über die Brunstfeige (Brunstdrüse) der Gemse. Mit 12 Figuren im Text und Tafel XIII . . . . . 359

Paul Splittstößer, Zur Morphologie des Nervensystems von Anodonta cellensis Schröt. Mit 19 Figuren im Text. . . . . 388

E. Ballowitz, Die chromatischen Organe in der Haut von Trachinus vipera Cuv. Ein Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen. Mit 7 Figuren im Text und Tafel XIV—XVIII. . . . . 471


## Viertes Heft

Ausgegeben den 18. März 1913


Georg Grimpe, Das Blutgefäßsystem der dibranchiaten Cephalopoden. Teil I. Octopoda. Mit 14 Figuren im Text und Tafel XIX—XXI 531

Paul Heuser, Über die Entwicklung des Milchzahngebisses des afrikanischen Erdferkels (Orycteropus capensis Geoffr.). Ein Beitrag zur Histologie der Zahnentwicklung der Edentaten. Mit Tafel XXII und XXIII. . . . . 622

# Zur Morphologie der unpaaren Flossen.

## II. Bau und Phylogenese der unpaaren Flossen und insbesonders der Schwanzflosse der Fische.

Von

**J. J. Schmalhausen,**

Assistent am vergleichend-anatomischen Institute der Universität Moskau.

Mit 14 Figuren im Text und Tafel I und II.

### I. Flossenträger und Dornfortsätze.

In unseren Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der unpaaren Flossen[1] konnten wir keine primäre Verbindung zwischen dem Skelette der unpaaren Flossen und dem Achsenskelette auffinden; da wo solch eine Verbindung vorhanden ist (in der hypochordalen Caudalis), kann man bei den niedersten Formen deutlich den sekundären Charakter derselben nachweisen. Als klassisches Objekt, welches sehr demonstrativ einen Zusammenhang des Skelettes der Pinna mit dem Achsenskelette zeigt, dienen seit lange die Dipnoer; wie wir aber sehen werden, ist dieses Skelet nicht mit demjenigen der übrigen Fische vergleichbar und der Zusammenhang mit dem Achsenskelette ist in diesem Falle in der Tat Ausdruck genetischer Abhängigkeit. Deshalb werden wir die Besprechung des Skelettes der Dipnoer auf weitere Zeilen verschieben und jetzt erstmal das Skelet der Ganoiden in Betracht ziehen, da bei den letzteren ebenfalls Bildungen bekannt sind, welche auf dem Achsenskelette sitzen und zuweilen als Flossenträger bezeichnet werden. Solche Bildungen finden sich in ersterer Linie bei den *Chondrostei*.

A. Goette (78) hat die Meinung ausgesprochen, es seien die »Dornfortsätze« der Knorpelganoiden den echten Dornen nicht homolog, sie sollten vielmehr Flossenträger, also dem Achenskelette fremde Bildungen vorstellen. Unter dem Namen »Dornfortsätze« sind bei den

[1] Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C. 1912. S. 509—587.

Acipenseriden unpaarige, zuweilen in eine Knochenhülse eingeschlossene Knorpelstäbe bekannt, welche dorsal auf einem elastischen Längsbande liegen. Diese Knorpelstücke artikulieren mit den Enden der Neuralbögen und schließen oben den Kanal, in welchem das erwähnte Band liegt. Der Lage nach entsprechen sie völlig den Dornfortsätzen der Teleostier. GOETTE (78) betont aber mit Recht, daß sie mit diesen nicht vergleichbar sind, da die Dornfortsätze der Teleostier Verschmelzungsprodukte paariger Bögen vorstellen, während wir es bei den Acipenseriden mit selbständigen unpaarigen Elementen zu tun haben, welche den Bögen nur fest ansitzen. Unzweifelhaft können sie auch nicht den unpaarigen Schlußstücken der Selachier verglichen werden, weil die letzteren unter dem elastischen Längsbande bei den Arten liegen, welche solch ein Band überhaupt besitzen (Squaliden).

Und doch kann ich in der Bezeichnung als »Flossenträger« GOETTE nicht beistimmen. Sogenannte »Dornfortsätze« befinden sich im Rumpfe und verschwinden hinten in der Gegend der Mitte der Rückenflosse; sie sitzen immer unmittelbar den oberen Enden der Neuralbögen an und sind überhaupt in keiner Beziehung den Flossenträgern ähnlich. Im Bereiche der Rückenflosse erscheinen sie nicht »als untere Glieder der Flossenträger« — einen unmittelbaren Zusammenhang, wie ihn GOETTE zeigt (Taf. XXVIII, Fig. 5) konnte ich weder bei *Acipenser ruthenus*, *Acipenser stellatus* und *Acipenser Güldenstädti*, noch bei *Pseudoscaphirhynchus Kaufmanni* nachweisen, welche Formen ich zu diesem Zwecke präpariert habe. Noch weniger konnten wir solche Verbindung embryonal nachweisen (vgl. den ersten Teil dieser Arbeit)[1]. Das Vorhandensein einer embryonalen Funktion dieser »Dornfortsätze« als Träger einer vermutlichen ersten Rückenflosse wurde von SALENSKY (99) widerlegt, wie ich ebenfalls schon bei der Besprechung der Entwicklungsgeschichte der Flossen bei *Acipenser ruthenus* erwähnt habe.

Die Abwesenheit irgendwelchen Zusammenhanges, besonders eines ontogenetischen, zwischen den in Rede stehenden Bildungen spricht gegen die Deutung der »Dornfortsätze« als erste Glieder der Flossenträger. Es wäre diese Deutung auch unwahrscheinlich, wenn wir die scheinbar komplette Homologie der dreigliedrigen Flossenträger der *Chondrostei* mit ebensolchen Skeletradien der unpaaren Flossen der meisten Selachier in Betracht ziehen — bei den letzteren müßten wir in diesem Falle eine Reduktion der basalen Glieder (also der Homo-

[1] Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C. (Junger Sterlet. Taf. XV, Fig. 13.)

loga der »Dornfortsätze«) annehmen — was wir ja durch gar keine Tatsachen bekräftigen können.

Auf ähnlichem Standpunkte steht Gegenbaurs Schule — auch hier wird die Meinung vertreten, daß diese »Dornfortsätze« den Wert erster Glieder der Flossenträger besitzen (siehe z. B. Bütschlis neueres Lehrbuch d. vergl. Anat.), gleichzeitig werden sie aber nicht als etwas dem Achsenskelette fremdes angesehen, sondern als direkte Abgliederungsprodukte vom letzteren betrachtet. Daß diese Bildungen zum Achsenskelette gehören, scheint mir ebenfalls wahrscheinlich zu sein, daß aber kein Zusammenhang mit den Flossenträgern vorhanden ist, haben wir schon gesehen.

Es wird angenommen, daß in der epichordalen Caudalis diese Flossenträger gleichzeitig auch noch komplett als Dornfortsätze erscheinen, also noch nicht abgegliedert sind. Die Homologie dieses Skelettes mit dem entsprechenden der Selachier ist aber unzweifelbar, ebenso wie es in beiden Fällen unzweifelhaft vom Achsenskelette unabhängige Flossenradien sind, deren Embryonalentwicklung wir schon besprochen haben, und nicht Dornfortsätze. Ich habe schon erwähnt, daß die Reihe der »Dornfortsätze« hinten in der vorderen Schwanzgegend verschwindet und nicht unmittelbar in die Reihe der Radien der epichordalen Caudalis übergeht. Die »Dornfortsätze« sind streng metamer angeordnet (wenn Verdoppelungen auch vorkommen, so doch nicht öfter als bei den Elementen des Achsenskelettes bei *Acipenser* überhaupt), die Radien der epichordalen Caudalis entsprechen aber dagegen der Zahl der oberen Bögen nicht völlig. Die Anlagen der ersteren treten scheinbar von Anfang an in direktem Anschlusse an die oberen Bögen vor Augen (wenn auch als selbständige Knorpelzentren), die zweiten aber werden wenigstens bei den Selachiern ganz außer solchem engen Zusammenhange mit dem Achsenskelette angelegt.

Es ist noch eine dritte Deutung der »Dornfortsätze« der Acipenseriden möglich — ebenfalls als Flossenträger — aber nicht als dessen basale Glieder, sondern als Rudimente kompletter Flossenträger eines vor der Dorsalis gelegenen und bei den Vorfahren der Chondrostei verkümmerten Teiles der Rückenflosse.

Zu solcher Deutung müssen wir kommen, wenn wir die Bezeichnung der unpaarigen Knochenstäbe bei *Lepidosteus* als »interspinous bones« im Sinne von Balfour und Parker (82) annehmen.

Daß diese Knochenstäbe den »Dornfortsätzen« der Chondroste homolog sind dafür sprechen: die streng metamere Anordnung und

Ähnlichkeit in der Lage auf dem elastischen Längsbande, ebenso wie auch das Vorhandensein dieser Gebilde im Bereiche des ganzen Rumpfes und Verschwinden im Anfange der Schwanzgegend und außerdem besonders die große Verbreitung solcher Gebilde bei fossilen Ganoiden überhaupt. Wenn man in diesen Knochenstäben Träger einer vorne gelegenen und verloren gegangenen Flosse (oder des vorderen Teiles der einzigen Dorsalflosse) sehen will, so erscheint es unbegreiflich, daß sie auch im Bereiche des vorderen Teiles der funktionierenden Dorsalis gleichzeitig mit richtigen und gut ausgebildeten Flossenträgern wie bei *Acipenser* (I. Teil, Taf. XV, Fig. 13), so auch bei *Lepidosteus* (Fig. 1 *sp*) vorhanden sind. Eine Annahme, daß das Flossenskelet der Dorsalis bei einer Wanderung nach vorne auf die davor liegenden Radienrudimente heraufgeschoben wurde, ist aber ganz unzulässig, da alle Tatsachen für eine gerade umgekehrte Wanderung der Flosse sprechen: eine Reihe abortiver Muskelknospen liegt vor der Dorsalis; die gut entwickelten Knospen sind nach hinten gerichtet (I. Teil, Taf. XVII, Fig. 48); die Nerven treten ebenfalls in die Flossen stark nach hinten gerichtet.

Schließlich sprechen gegen eine Deutung der in Rede stehenden Skeletelemente als Flossenträger einer vorderen Flosse besonders die Verhältnisse bei fossilen Fischen. Bei einigen, wie *Chondrosteus* und *Dapedius* sind entsprechende unpaarige Stäbe im Bereiche der ganzen Rückenflosse vorhanden. Bei *Chondrosteus* sind diese »Dornfortsätze« stark ausgebildet und streng metamer angeordnet, indem sie unmittelbar den Enden eines jeden Bogenpaares ansitzen. Auf A. S. Woodwards (95) Restauration von *Chondrosteus* ist eine ununterbrochene Reihe derselben abgebildet, welche direkt in die Reihe der Radien der epichordalen Caudalis übergeht; dieses ist ganz gewiß ein Irrtum. Das Original, welches dieser Restauration zugrunde lag, ist im Katalog auf der Pl. I abgebildet und ist im allgemeinen ein sehr schön erhaltenes Exemplar, aber gerade in der vorderen Schwanzgegend ist nichts vom Achsenskelette zu sehen; ich habe die Beschreibung aller Exemplare im Katalog des Britischen Museums durchgesehen, aber keine näheren Angaben für das Skelet eben dieser Gegend gefunden. Außerdem sehe ich aber in der Schwanzflosse des Originals im Bereiche von fünf unteren Radien etwa acht obere Skeletstützen liegen; da aber bei allen *Teleostomi* ebenso wie beinahe immer bei den Selachiern die Radien der hypochordalen Caudalis genau in der Zahl mit den entsprechenden Bögen übereinstimmen (und von diesen beinahe immer nicht abtrennbar sind), so ist es klar, daß die oberen Skeletelemente, welche in der Zahl den

Achsenskeletmetameren nicht entsprechen (vorne acht Stücke auf fünf Metamere), ebensolche unabhängige Radien der epichordalen Caudalis wie auch bei den rezenten Chondrostei und Selachier vorstellen und nicht »Dornfortsätze« sind, welche durch streng metamere Anordnung charakterisiert werden.

Bei dem Jurassischen *Hypsocormus* zieht die Reihe der »Dornfortsätze« nach hinten bis zur Hälfte der Rückenflosse. Bei den Vorfahren der Teleostier wurden diese unpaaren Skeletstäbe reduziert — nur bei dem jurassischen *Leptolepis* finden wir noch eine Reihe solcher Elemente bis zur Gegend des vorderen Teiles der Rückenflosse; diese »Dornfortsätze« wurden durch Bildungen andrer Art, durch Verschmelzungsprodukte der Neuralbögen selbst ersetzt. Die Dornfortsätze letzterer Art stellen einen sehr jungen Erwerb der *Teleostomi* vor. Bei den Chondrostei sind sie noch nicht entwickelt; bei den Holostei *Hypsocormus*, *Amia* und *Lepidosteus* treffen wir die Bildung dieser Dornfortsätze nur im Beginne — es sind nur im hinteren Teile der Schwanzgegend die Neuralbögen paarweise über dem Längsbande untereinander verschmolzen; bei *Lepidosteus* scheint dieses auch noch nicht einmal konstant zu geschehen: bei einem Exemplar von *Lepidosteus osseus* finde ich vier der hinteren aber nicht allerletzten Neuralbögen untereinander zu Dornen verschmolzen (Fig. 1 *D*); bei einem großen Exemplar von *Lepidosteus platystomus* sehe ich aber alle Neuralbögen, auch im Schwanze, frei nach oben ziehen. Nur bei den Teleostei verschmelzen die Neuralbögen in der Regel zu Dornfortsätzen, aber wie bekannt findet man auch hier oft (vielleicht auch wieder sekundär) den Medullarkanal oben nicht geschlossen — die Dornen (richtiger Neuralbögen) erscheinen dann paarig.

Bei *Polypterus* sitzen die Dornfortsätze den Enden der Neuralbögen an (also bilden sie nicht ein Kontinuum mit den letzteren) und erscheinen ontogenetisch (bei einer 30 mm langen Larve) als selbständige Knorpelstücke; im Bereiche des Schwanzes aber bilden Dornfortsatz und das entsprechende Bogenpaar ein Stück (Budgett 01).

Man kann natürlich nicht mit Bestimmtheit sagen, daß diese Dornen denjenigen der Chondrostei homolog sind, es scheint mir aber diese Annahme als sehr wahrscheinlich.

Jedenfalls können wir das Vorhandensein von zweierlei Dornfortsätzen feststellen — unpaarige Schlußstäbe wie bei Chondrostei und *Lepidosteus* und Verschmelzungsprodukte paariger Bögen wie bei Knochenfischen; der Unterschied zwischen diesen beiden Bildungen ist aber wahrscheinlich nicht fundamental — beide gehören zum Achsenskelette

und stellen vielmehr nur zwei Generationen von Stützelementen vor. Wenn aber die Dornfortsätze der Chondrostei nicht denen der Teleostei homolog sind, dann wird damit noch nicht gesagt, daß es unechte Dornen sind, wir wissen noch nicht mit genügender Bestimmtheit, ob in den Dornfortsätzen der Tetrapoda nicht ebenfalls auch unpaarige Skeletstücke eingeschlossen sind, welche auf Dornen der Ganoiden zurückführbar wären. Ich will hiermit nicht eine neue Hypothese aufstellen, ich will nur sagen, daß wir zur Zeit noch nicht die Dornfortsätze der Chondrostei als »unecht« im Gegensatze zu den »echten« der Teleostei bezeichnen dürfen, es ist möglich, daß gerade die letzteren Bildungen eigner Art vorstellen — die ganz isolierte Stellung der Knochenfische und unzweifelhaft junger Erwerb der Dornen bei den letzteren machen wenigstens das sicher, daß sie bei den Knochenfischen selbständig erworben wurden.

Wir haben gesehen, daß Dornfortsatz und Flossenträger bei den Ganoiden weder embryonal noch beim erwachsenen Tiere zusammenhängen (die hypochordale Caudalis ausgeschlossen) — die »Dornfortsätze« gehören zum Achsenskelette und verlieren niemals die charakteristischen Beziehungen zu demselben, die Flossenträger sind vom Achsenskelette unabhängige Bildungen und treten auch niemals in nähere Beziehungen zu demselben oder zu dessen Abkömmlingen (die hypochordale Caudalis ausgeschlossen). Dasselbe gilt aber auch für alle uns bekannten rezenten wie auch fossilen Fische (außer Dipnoi und einigen offenbar sekundär veränderten Schwanzflossen, wovon die Rede weiter unten sein wird). Daß die Vereinigung des Flossenskelettes mit dem Achsenskelette in der hypochordalen Caudalis sekundärer Natur ist, haben wir im ersten Teile dieser Arbeit schon gesehen. Jetzt können wir schon die Frage aufstellen, ob wir überhaupt Recht haben das Flossenskelet vom Achsenskelette abzuleiten — ein primärer Zusammenhang ist nirgends bekannt und eine Abgliederung, oder Spuren eines ehemaligen Zusammenhanges hat bei Fischen noch niemand gesehen (außer Dipnoi und einige Schwanzflossen). Schließlich ist noch ein Bedenken zu beachten: ist es überhaupt zulässig einen bestimmten Organkomplex von unbekannten Gebilden abzuleiten? — bei den niederen Fischen sind ja Dornfortsätze nicht vorhanden. Bei den Selachiern spricht man von Dornfortsätzen nur in der hypochordalen Caudalis, wo sie aber vermittels sekundär angewachsener Radien gebildet werden, und wir haben gar keine Gründe ein Vorhandensein von Dornfortsätzen bei den Vorfahren der Selachier vorauszusetzen. Ebenso fehlen bei den Cyclostomen auch die geringsten Andeutungen

von Dornfortsatzbildungen, gleichzeitig ist aber das Skelet der unpaaren Flossen gut entwickelt (und wird im Bereiche der Schwanzflosse sekundär an das Achsenskelet befestigt).

## II. Skelet und Muskulatur der unpaaren Flossen.

Wir haben eben die Meinung ausgesprochen, daß das Skelet der unpaaren Flossen primär von dem Achsenskelette unabhängig ist, ein Zusammenhang ist nur in der hypochordalen Caudalis vorhanden und die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß er hier sekundär erworben ist. Wir wollen jetzt die Umbildungen des Flossenskelettes in der Reihe rezenter Fische im Zusammenhange mit den Veränderungen in der entsprechenden Muskulatur verfolgen. Da in diesem Gebiete schon vieles durch frühere Untersuchungen bekannt ist, so ist meine Aufgabe nicht kompliziert.

Das Skelet und die Muskulatur der unpaaren Flossen der Cyclostomata wurden von Thacher (77) und A. Schneider (79) untersucht. Diese Autoren beschreiben bei *Petromyzon* in der Rumpfregion knorpelige Flossenradien (auch »Processus spinosi« bezeichnet) in der Zahl je 3—4 oder bis 5 (Thacher) auf ein Segment; diese Radien hängen mit den oberen Bögen nicht zusammen, ihr oberes Ende ist zweigeteilt und reicht bis in den Rand der Rückenflosse. In der Schwanzregion sind die Flossenradien mit den zu einer zusammenhängenden Knorpelleiste verschmolzenen oberen Bögen verbunden; in dieser Gegend sind auch untere Bögen vorhanden und ebenso mit den Basen der unteren Radien vereinigt; das ganze Knorpelskelet wird also hier durch einen einheitlichen »Schwanzknorpel« vorgestellt. Ähnliche Flossenradien und »Schwanzknorpel« sind auch bei *Myxine* und *Bdellostoma* vorhanden; die Zahl der Radien beträgt bei *Myxine* etwa 3 pro Metamer dorsal und etwa $2^1/_2$ pro Metamer ventral (Thacher 77), bei *Bdellostoma* scheinen sie in der Zahl ungefähr den Körpermetameren zu entsprechen (Ayers und Jackson 01). Bei *Ammocoetes* sind in der Rumpfregion noch keine oberen Bögen zu sehen, das Skelet der unpaaren Flossen ist aber gut entwickelt (ebenso auch der »Schwanzknorpel«) — dieses weist auf eine große Unabhängigkeit vom Achsenskelette hin; wir haben schon gesehen, daß auch im Schwanze das Flossenskelet unabhängig auf Kosten einer »Chondrodermis« angelegt wird und nur später axipetal an das Achsenskelet anwächst (Schaffer 01). Bei *Petromyzon* besitzt die Schwanzflosse keine eigne Muskulatur[1]; in der Rückenflosse ziehen

[1] C. Vogt et Jung (Traité d'Anatomie Comparée pratique, T. II, Paris 1894, p. 412) beschreiben solche Muskulatur dorsal bis zum Schwanzende, dieses

die Muskelfasern den Radien parallel und der gesammte Muskel ist in primäre und sekundäre »Kästchen« zerteilt; die primären Kästchen in der Zahl etwa 8 pro Metamer stehen den Radien parallel. Bei den Myxinoiden besitzen die Pinnae überhaupt noch gar keine eigeneMuskulatur (Myxine, Thacher 77; Bdellostoma, Ayers und Jackson 01).

Die Zahl der Skeletelemente der Flosse pro Körpermetamer scheint also bei Cyclostomen noch nicht festgestellt zu sein und unterliegt starken Variationen in verschiedenen Körperabschnitten und bei verschiedenen Vertretern dieser Gruppe (Petromyzon 3—5, Myxine $2^1/_2$—3, Bdellostoma etwa 1); dasselbe kann man auch von der Muskulatur sagen — dieselbe scheint einen verhältnismäßig jungen Erwerb vorzustellen und steht ebenfalls noch nicht in bestimmten Beziehungen zur Körpersegmentation; bei den Myxinoiden ist diese Muskulatur noch nicht ausgebildet.

Auf Grundlage der Ähnlichkeit in der ontogenetischen Entwicklung sind wir zum Schlusse gekommen, daß das Skelet der unpaaren Flossen der Cyclostomen demjenigen der Selachier im allgemeinen homolog ist, wenn es auch in vielen wichtigen Merkmalen von diesem abweicht. Dieses sind eine ganze Reihe von Merkmalen wahrscheinlich primitiver Natur: noch nicht fixierte Beziehungen zwischen Segmentation der unpaaren Flossen und Metamerie des Körpers, nicht konstante Form und Abwesenheit einer Quergliederung der Radien, die Verbreitung dieses Knorpelskelettes im ganzen Flossenlappen bis zum äußeren Rande desselben, und schließlich die primär symmetrische-protocerkale Form der Schwanzflosse. Gleichzeitig mit diesem sind aber auch Kennzeichen einer eingetretenen Differenzierung nachweisbar — eine Teilung der kontinuierlichen Flosse in einzelne Abschnitte ist schon vorhanden, wenn auch nicht immer vollendet und bezieht sich eigentlich nur auf den äußeren Flossenlappen und nicht auf das gesammte Flossenskelet. Schließlich ist auch ein unzweifelbar sekundäres Merkmal vorhanden, welches zu den Fischen in dieser Form nicht übergegangen ist, und ein speziell für Cyclostomen charakterisches Kennzeichen vorstellt — dieses ist die Verschmelzung der Basen der Radien mit den Bögen des Achsenskelettes ebenso wie der letzteren untereinander in der Schwanzregion zu dem einheitlichen »Schwanzknorpel«.

Bei den Selachiern ist die Teilung in einzelne Flossen schon streng fixiert, und in dieser Hinsicht sind sie, ebenso wie die Chondrostei,

ist aber irrtümlich, wie ich mich selbst bei *Petromyzon* und an Schnitten durch die Schwanzflosse eines späten *Ammocoetes*, überzeugt habe — die Flossenmuskulatur verschwindet plötzlich an der Grenze zwischen Dorsal- und Caudalflosse.

weiter von der primären Flossenform entfernt als die Knochenfische; es wäre aber unzulässig die Flossen derselben ohne gewisse Voraussetzungen als weniger primitiv zu bezeichnen: wenn wir die frühe Ausbildung und beinahe immer deutliche Trennung der Einzelflossen (2 Dorsales, 1 Analis und Caudalis) und damit zusammenhängende starke »Konzentration« derselben bei Seite lassen, so stehen sie in allen übrigen Beziehungen doch auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe als bei allen übrigen rezenten Fischen.

Das Skelet der unpaaren Flossen der Selachier ist sehr schön in der Arbeit Thachers (77) untersucht; dieser Verfasser betont die Unabhängigkeit dieses Skelettes von den Bögen des Achsenskelettes und hält die Meinung Gegenbaurs, daß die Radien primär nur Fortsetzungen der Dornen vorstellen, für unhaltbar; die letzteren kommen zum ersten Male bei Ganoiden zum Vorscheine, sie sind bei Elasmobranchiern noch nicht vorhanden. Thacher kommt zum wichtigen Schlusse, daß weder die Flossenradien von Dornfortsätzen, noch die Dornen, wo sie vorhanden sind, von Radien abstammen. Die Radien sind gegliedert und meistens dreigliedrig; oft begegnet man Verschmelzungen und Reduktion von Radien in verschiedenem Grade. Das Skelet der Schwanzflosse wird von Thacher nicht näher berücksichtigt, weil »That of the caudal fin has on the ventral side undergone peculiar modifications by the union of fin-rays with haemal spines« (p. 284).

Ebenso gibt auch Mivart (79) eine Beschreibung des Skelettes der unpaaren Flossen vieler Selachier, hierbei wird auch die Schwanzflosse mehr in Betracht gezogen; seine Schlußfolgerungen stimmen im allgemeinen mit denen Thachers überein; er macht aber besonders auf die Verschiedenheit in dem Baue der dorsalen und ventralen Hälfte der Caudalis aufmerksam und schreibt diesen Tatsachen eine andere Bedeutung zu; während die dorsale Hälfte durch selbständige Radien, die zahlreicher als entsprechende Wirbeln sind, gestützt wird, besitzt die ventrale Hälfte Stützelemente, welche numerisch genau den Wirbeln entsprechen und Hämaldornen vorstellen. Haswell (84) legt auch auf diese Verschiedenheit Wert und bezeichnet das Skelet der hypochordalen Schwanzflosse ebenfalls als Hämaldornen. Aber nicht immer sind alle Skeletradien untrennbar mit den unteren Bögen verbunden — Mivart beschreibt bei *Mustelus* 7—8 vordere Hämalknorpelstücke als von den entsprechenden Teilen der Wirbelsäule abgelöst, dasselbe findet er bei *Lamna*; ähnliche Beziehungen der ersten 6 Knorpelstücke beschreibt Haswell bei

*Carcharodon*. P. Mayer (86) hat sorgfältig die unpaaren Flossen einer ganzen Reihe Formen untersucht; auf die Einzelheiten der Beschreibung können wir hier nicht eingehen. In der Schwanzflosse bestätigt P. Mayer nochmals die verschiedene Zusammenstellung des Skelettes dorsal und ventral; er hält aber auf Grund eigner embryologischer Untersuchungen diese Verschiedenheit als sekundär erworben; er findet nämlich, daß die Knorpelstrahlen in der ventralen Caudalis wie bei allen andern Flossen erst sekundär mit der Wirbelsäule in Verbindung treten. P. Mayer hat auch ein Vorhandensein von Spuren einer Quergliederung in dem Skelette der Schwanzflosse nachgewiesen. Was die ventrale Hälfte der Flosse betrifft, so weist P. Mayer dabei auf Mivarts Untersuchungen hin; seine Hinweise auf die Verhältnisse bei *Squatina* und *Torpedo* (p. 243) scheinen aber nur einen Lapsus vorzustellen, aus der Fig. 1, Taf. XVIII ersieht man, daß die Beschreibung, bei *Squatina* wenigstens, sich auf die epichordale Caudalis bezieht, die Radien der ventralen Hälfte sind nicht gegliedert; bei einem erwachsenen *Torpedo* fand ich nur kleine Endkäppchen eben in der dorsalen Hälfte abgegliedert. Es scheint mir aber zweifelhaft, daß die Gliederung der Radien eben bei diesen Formen primär ist; anderseits sitzen aber nach den Beobachtungen P. Mayers bei *Heptanchus* auf den Radien des hinteren Teiles der epichordalen Caudalis distal je ein kappenförmiges Knorpelstück. Meine eignen Beobachtungen bestätigen dieses, und es scheint mir, daß in diesem Falle in der Tat Spuren einer primären Gliederung erhalten sind. Wichtige Angaben über den Flossenbau bei *Chlamydoselachus* finden wir schließlich bei K. Fürbringer (04) und W. Deinega (09); es hat sich erwiesen, daß bei dieser primitiven Form eine ganze Reihe (nicht weniger wie 16) »abgelöster« Radien in der hypochordalen Caudalis vorhanden ist, die den unteren Bögen ansitzen, ohne mit ihnen ein Kontinuum zu bilden.

Einige Angaben über die Muskulatur der Flossen befinden sich bei Thacher (77) und P. Mayer (86), etwas mehr bei Schneider (79). Einem jeden Strahle entsprechen in den Dorsales und Analis auf jeder Seite je ein Muskel; diese Muskulatur ist nicht vollkommen in zwei Schichten geteilt (Schneider) und inseriert an den Hornfäden. Ganz andre Beziehungen finden sich in der Schwanzflosse — in der dorsalen Hälfte ist eine eigne Muskulatur überhaupt nicht vorhanden, indem sie ventral nicht an die Hornfäden, sondern an den Knorpel gehen. Nach Schneider sollen diese Muskeln ebenfalls aus zwei Schichten bestehen (ich habe aber immer nur eine Schicht gesehen). Schon P. Mayer hat gezeigt, daß der Unterschied zwischen Schwanzmuskulatur

und der Muskulatur der übrigen Flossen nicht nur den Bau und Beziehungen bei erwachsenen Formen betrifft, sondern sich auch auf ihre Embryonalentwicklung bezieht. Meine Beobachtungen bestätigen diese Angaben. Bei *Chimaera* ist auch in der ventralen Hälfte der Schwanzflosse keine Muskulatur vorhanden (Schneider 79).

Was die unpaaren Flossen der übrigen Fische betrifft, so sind die Umbildungen des Skelettes derselben in der Reihe der Teleostomi sehr eingehend durch Bridge (96) untersucht.

Primär ungegliederte Radien der *Cyclostomata*, dann zweigliedrige Radien der ältesten Selachier (*Cladoselache* und *Pleuracanthus*) und andrer fossilen Fischen, machen schließlich dem dreigliedrigen Typus der rezenten Selachier und *Chondrostei* mit gut entwickeltem mittleren Gliede Platz; bei *Amia* und *Lepidosteus* ist das mittlere Glied schon stark verkürzt und uhrglasförmig, und das distale knorpelig und ganz klein (knotenförmig); schließlich sind bei Teleostiern alle Übergänge von ebensolchen dreigliedrigen Flossenträgern bis zu sekundär eingliedrigen in Folge eintretender Reduktion und Verschmelzung vorhanden. Gleichzeitig mit diesem findet eine immer stärkere Ausbildung und Anpassung der knöchernen Hautstrahlen an die Flossenträger statt (wodurch wahrscheinlich auch die Vereinfachung der letzteren bedingt wird) und zwischen ihnen werden oft komplizierte Gelenke ausgebildet.

In diesen wenigen Worten kann man kurz den phylogenetischen Entwicklungsgang der Flossenradien darstellen, wie er aus der Arbeit von Bridge folgt. Diese Untersuchungen sind so eingehend, daß sie mit den Arbeiten von Thacher, Mivart und P. Mayer über die Flossen der Knorpelfische, die Frage über die phylogenetische Entwicklung des Skelettes der unpaaren Flossen beinahe erschöpfen.

Die Muskulatur der Pinna der Knochenfische ist in der schönen Arbeit von Harrison (95) beschrieben. Dieser Verfasser unterscheidet drei Muskelpaare, welche an je einem Hautstrahle inserieren — einen superfizialen Musculus inclinator, welcher von der Haut entspringt, und die tiefen: Musculus errector, welcher von zwei Flossenträgern zum Hautstrahle des vorderen Trägers zieht und Musculus depressor, welcher von einem Flossenträger zum Strahle des davorliegenden Segmentes zieht. Die sogenannten Musculi carinales sind von Harrison beschrieben und näher durch G. Favaro (02) studiert, sie stellen nur veränderte Muskeln unpaarer Flossen vor.

Das Skelet der Schwanzflosse der Teleostier ist sehr viel studiert worden und doch ist man noch nicht zu einer übereinstimmenden Deutung der einzelnen Teile desselben gekommen. Besonders viel

haben die Forscher sich mit der Frage über den Übergang von der Heterocerkie zur Homocerkie beschäftigt. L. Agassiz war der erste, der in seinen »Recherches sur les poissons fossiles« auf die starke Verbreitung des assymetrischen »heterocerkalen« Schwanzes bei vorjurassischen fossilen Ganoiden im Gegensatz zu den symmetrischen »homocerkalen« Schwänzen der rezenten Knochenganoiden und Teleostier aufmerksam gemacht hat und er war ebenfalls der erste, der den Parallelismus zwischen dieser geologischen Formentwicklung und der embryonalen Entwicklung des Schwanzes der Knochenfische feststellte. L. Agassiz (45) hat aber auch bei erwachsenen Salmones, bei welchen die Fortsetzung der Chorda dorsalis in dem dorsalen Teile der Flosse erhalten bleibt, einen asymetrischen Bau nachgewiesen. Danach fand Heckel (50) das Chordaende in äußerlich symmetrischen Schwänzen vieler Knochenfische unter eigentümlichen Dachknochen verborgen. Aug. Müller (53) weist ebenfalls auf die Asymetrie in den Schwänzen der Hechte, Cyprinen, *Gasterosteus* und *Blennius* hin. Schließlich findet Huxley (59) die Chorda, die in einem hohlen griffelförmigen Knochen »Urostyle« sich fortsetzt, nicht nur bei *Gasterosteus*, sondern ebenfalls im scheinbar auch innerlich ganz symmetrischen Schwanze der Aale. So hat es sich erwiesen, daß deutliche Spuren der Heterocerkie, wenn nicht bei allen, so wenigstens bei der äußerst großen Mehrzahl der Teleostier erhalten sind. Eine volle Symmetrie haben die Schwanzflossen nur weniger Formen erreicht, bei welchen das Schwanzende reduziert worden ist, wie *Fierasfer*, *Mola*. Kölliker (60) illustriert den Übergang von der heterocerkalen Schwanzform zur äußerlich symmetrischen Form der Knochenfische durch eine Reihe rezenter Knochenganoiden, bei welchen er ein allmähliches Verschwinden der Heterocerkie feststellt.

Durch diese Arbeiten ist also die sekundäre Ausbildung der Symmetrie des Schwanzes bei den Teleostiern auch vergleichend-anatomisch streng festgestellt.

Was die Bedeutung der Skeletelemente, welche die Schwanzflosse stützen, betrifft, so herrschen hier wie früher so auch jetzt die verschiedensten Meinungen. Aug. Müller (53) bezeichnet sie ganz bestimmt als Abkömmlinge von »Rücken- und Bauchstrahlen« der Wirbelsäule; allzu großen Wert kann man aber diesen alten Deutungen nicht zuschreiben, man darf ja nicht vergessen, daß zu dieser Zeit noch die Wirbeltheorie herrschte und die Schlußworte des Verfassers lauten: »Gliedmaßen, Kopf und Kiemenbögen gehören zum Wirbelsysteme.« Bei Kölliker (60) finden wir eine bestimmte Deutung nicht — die

Hypuralia bezeichnet er als »Flossenstrahlträger« gibt ihnen aber den Wert »unterer Bögen«; die oberen Stützelemente, »die falschen oberen Dornen kann man als freie wirkliche Dornen des zweiten und dritten Wirbels betrachten, denen sie in der Lage entsprechen, oder als Flossenstrahlträger (ossa interspinalia), denen die entsprechenden Bogen und Dornen fehlen« (S. 14). Lotz (64) deutet die unteren Strahlen ebenfalls als Dornen; in der Deutung der oberen »falschen Dornen« ist er nicht sicher. Balfour und Parker (82) stellen das Skelet der hypochordalen Caudalis aller Fische demjenigen aller übrigen Flossen entgegen; indem die Hautstrahlen der ersteren durch Dornfortsätze der Hämalbögen gestützt werden, sind sie in den übrigen unpaaren Flossen an unabhängig vom Achsenskelette entstehenden Flossenträgern befestigt. Ryder (86), und neuerdings Whitehouse (10) teilen die Meinung, es seien die Hypuralia und Epuralia wahrscheinlich infolge Verschmelzung von Wirbelbögen und Radialia entstanden; es wird aber diese Deutung durch Tatsachen nicht bekräftigt.

Die Muskulatur der Schwanzflosse der Teleostomi ist äußerst wenig untersucht worden; bei Ganoiden ist sie, soweit mir bekannt, überhaupt nicht beschrieben; bei Teleostiern ist sie, wenn wir die alten und sehr dürftigen Angaben von Cuvier, Meckel und Schneider, welche diese Muskulatur nur zweischichtig finden, bei Seite lassen, von Stannius (54) eingehender beschrieben; dieser Verfasser unterscheidet zwei oberflächliche Muskeln, zwei tiefe seitliche Muskeln und einen dritten mittleren Muskel, der sich an einen Teil der dorsalen Schwanzflossenstrahlen befestigt. In letzter Zeit ist noch eine vorläufige Mitteilung von Hindersson (10) erschienen, wo die Muskulatur des Schwanzes bei *Gadus morrhua* und *Esox lucius* beschrieben wird. Alle diese Arbeiten berühren aber die Frage über die phylogenetische Ausbildung dieser Muskulatur gar nicht, eine Vergleichung ist nicht einmal in den Grenzen der Teleostier selbst durchgeführt.

Aus dieser kurzen Übersicht ist es klar, daß das Skelet und teilweise auch die Muskulatur der unpaaren Flossen im allgemeinen ziemlich ausführlich untersucht worden ist und der phylogenetische Entwicklungsgang wenigstens des Skelettes ziemlich klar vor Augen liegt. Ausnahme bildet aber die Schwanzflosse — die Herkunft und Ausbildung des Skelettes und der Muskulatur derselben ist noch gar nicht klar gestellt. Um wenigstens teilweise diese Lücke zu füllen, habe ich außer der früher dargelegten embryologischen Untersuchung noch eine Reihe erwachsener Formen bearbeitet; die Resultate dieser Beobachtungen finden sich in den vorliegenden Zeilen.

### Muskulatur der Dorsales und Analis.

Die Muskulatur der unpaaren Flossen der Selachier besteht aus einer Reihe Muskelbündel je eins auf jeder Seite eines jeden Skeletradiums; diese Musculi radiales stimmen in der Lage mit den Radien überein, d. h. die letzteren liegen immer zwischen den entsprechenden Muskelpaaren; eine fibröse Scheidewand, welche von oben in die Masse des Muskels eindringt teilt einen jeden Musculus radialis nicht vollkommen in zwei Schichten — eine oberflächliche mit Fasern, die größtenteils von der Haut entspringen (und teilweise von der Stammuskulatur), und eine tiefe mit Fasern, welche größtenteils vom Knorpelradius entspringen; die Anordnung der Muskelfasern und Lage des fibrösen Septums ist auf der Fig. 3 bei *Scyllium canicula* zu sehen.

Bei *Chimaera* ist die Teilung eines jeden Musculus radialis in zwei Muskeln — einen superfizialen und einen tiefen — schon vollendet wie man das auf der Fig. 4 sehen kann; die Fasern des superfizialen Muskels entspringen von der Haut, die des tiefen vom proximalen Ende des Knorpelradius; beide Muskeln inserieren an den Hornfäden.

Bei *Acipenser* ist ebenfalls eine Teilung in oberflächliche und tiefe Muskeln vorhanden, welche beide der Lage nach ungefähr mit dem entsprechenden Flossenträger übereinstimmen, wie das auf dem schematischen Frontalschnitt der Fig. 6 abgebildet ist; die Fasern des tiefen Muskels entspringen vom Flossenträger, die des superfizialen hauptsächlich von den Fascien des Seitenmuskels (Fig. 5). Es ist jetzt eine Reihe wichtiger Veränderungen eben eingetreten. Die progressive Entwicklung der Hautstrahlen ruft ein Zurücktreten des primären Skelettes aus der Flossenfalte hervor und damit eine Reduktion der beiden distalen Glieder und eine progressive Entwicklung des basalen Gliedes — die Skeletelemente, welche primär die Flossenfalte stützen sollten und frei bis zum äußeren Rande in dieselbe hereinragten (jetzt nur bei Cyclostomata) wurden durch die Ausbildung des Hautskelettes von ihrer primären Funktion abgedrängt und übernahmen eine andere Funktion — die Hautstrahlen zu stützen; die Flossenradien werden zu Flossenstrahlträgern. Gleichzeitig mit diesem wird auch die entsprechende Muskulatur proximalwärts zwischen die Myotomen der rechten und linken Seite eingekeilt. Ein Vergleich zwischen den Fig. 3 und Fig. 5 macht dieses klar. Bei den höheren Teleostomi geht diese Lageveränderung noch viel weiter — bei *Amia* ist schon der größte Teil der Flossenträger und der tiefen Muskeln zwischen die Seitenmuskeln eingeschoben, und bei Teleostiern sind diese

Teile von den letzteren ganz bedeckt; die oberflächlichen Muskeln, welche bei Amia noch dorsal auf der Stammuskulatur stehen, werden bei Teleostiern lateral zwischen Haut und Seitenmuskel eingeschoben und also durch die Myotome von der tiefen Flossenmuskulatur getrennt. Gleichzeitig wird auch bei den höheren Teleostomi das Muskelsystem komplizierter. Schon bei *Lepidosteus* inseriert an einem jeden Hautstrahle jederseits ein System aus drei selbständigen Muskeln — einem oberflächlichen (Fig. 23) und zwei tiefen (Fig. 24), dessen Hauptmasse jetzt nicht dem entsprechenden Flossenträger gegenüber liegt, sondern zwischen zwei aufeinanderfolgenden. Da der vorderste mit Fulcra besetzte Hautstrahl wahrscheinlich ein Komplex mindestens dreier Strahlen vorstellt, so ist auch die Zahl der Muskelbündel auf 2—3 höher als die Zahl der Flossenträger, dabei inserieren die überzähligen Muskelbündel eben an diesem ersten Strahle. Die vorderen oberflächlichen Muskeln sind beinahe gerade nach hinten gerichtet und in der Afterflosse ziemlich stark in die Länge gezogen (Fig. 23). Besondere Musculi carinales sind bei *Lepidosteus* nicht ausgebildet und vielleicht kann man in diesen überzähligen Muskelbündeln die ersten Andeutungen auf die Entwicklung dieses Muskelsystems ersehen. Bei *Amia calva* sind ebenfalls alle drei Muskeln vorhanden; wie man auf der Fig. 19 sehen kann, liegt die Hauptmasse dieser Muskeln auch zwischen zwei hintereinander folgenden Flossenträgern. Der oberflächliche Muskel entspringt vom dorsalen Rande der Stammuskulatur und inseriert seitlich an der Basis des Hautstrahles; bei einseitiger Kontraktion neigt dieser Muskel den Strahl auf die entsprechende Seite und stellt der Funktion nach einen Musculus inclinator dar. Mit der Hauptmasse vom hinteren Rande der proximalen Hälfte des Flossenträgers und mit einigen Fasern vom vorderen Rande der distalen Hälfte des dahinter liegenden Flossenträgers entspringt ein starker Muskel, welcher an dem vorderen Teile des unteren Randes des entsprechenden (also vorderen) Hautstrahles inseriert; dieser Muskel hebt den Strahl und stellt also einen Musculus errector vor. Vom vorderen Rande des Flossenträgers entspringt ein schwächerer Muskel, welcher am hinteren hervortretenden Teile der Basis des vorhergehenden Hautstrahles inseriert; dieser letzte Muskel drückt bei Kontraktion den Strahl nieder, dementsprechend ist er ein Musculus depressor. Wie es aus der Vergleichung der Fig. 19 mit der Fig. 20, welche die entsprechende Muskulatur bei *Lucioperca sandra* widergibt, deutlich genug hervorgeht, ist die Ähnlichkeit der Flossenmuskulatur bei den *Holostei* mit derjenigen der Teleostier so weitgehend, daß die Homologie der einzelnen Muskeln

außer Zweifel erscheint; Unterschiede finden sich nur in der Lage dieser Teile der Stammuskulatur gegenüber; indem bei *Amia* nur etwas mehr als die Hälfte des Flossenträgers und der mit ihm verbundenen tiefen Muskulatur von den Seitenmuskeln bedeckt ist, die andre Hälfte aber, ebenso wie auch die ganze superfiziale Muskulatur ganz frei liegt und nur an das dorsale Ende der Myotomen anstößt, ist bei Teleostiern die tiefe Muskulatur ganz zwischen den Myotomen der rechten und linken Seite verdeckt und die oberflächlichen Muskeln liegen äußerlich an der Seitenfläche der Stammuskulatur und werden durch diese letztere völlig von den tiefen Muskeln getrennt (Fig. 20).

Die Entwicklungsgeschichte der Flossenmuskulatur bei *Amia calva* zeigt (I. Teil dieser Arbeit), daß der Musculus erector ein volles Homologon des tiefen Muskels der Elasmobranchier und Chondrostei vorstellt; der Musculus inclinator stellt aber nur eine mittlere Portion des superfizialen Muskels vor; die Randportionen des letzteren haben sich paarweise vereinigt und einem dimeren Musculus depressor Ursprung gegeben. Die große Ähnlichkeit in der Anordnung der Anlagen bei der Embryonalentwicklung der Teleostier macht es wahrscheinlich, daß auch bei den Knochenfischen der Musculus depressor auf Kosten myogenen Materials, welches von zwei benachbarten Metameren stammt, aufgebaut wird, wenn es auch infolge der Undeutlichkeit der Grenzen mesenchymatöser Anlagen durch unmittelbare Beobachtung nicht leicht nachweisbar ist.

Es könnte vielleicht schwierig erscheinen die entsprechenden phylogenetischen Änderungen sich in allmählicher Ausbildung vorzustellen; diese Schwierigkeit ist in der Tat aber nur eine scheinbare; man darf nicht vergessen, daß solch eine starke Lageverschiedenheit beider Schichten, wie sie jetzt bei Knochenfischen besteht, nur allmählich ausgebildet wurde und nicht von Anfang an vorhanden war. Bei *Acipenser* werden beide Muskeln etwas zwischen die Seitenmuskeln eingeschoben und unterscheiden sich hauptsächlich nur durch die Richtung ihrer Fasern; diese Anordnung kann man als Ausgangszustand für die weiteren Differenzierungen betrachten. Ein Frontalschnitt durch solch eine Flosse ist etwas schematisch auf der Fig. 6 abgebildet. Zum Zwecke wahrscheinlich größerer Platzökonomie findet eine gegenseitige Verschiebung der Bestandteile statt, wobei die Muskeln zwischen die hintereinander folgenden Flossenträgern zu liegen kommen statt ihnen gegenüber; gleichzeitig und im kausalen Zusammenhange damit wird die charakteristische Umbiegung des distalen Teiles des Trägers nach hinten

ausgebildet, so daß die Artikulationsstelle des Hautstrahles ebenfalls gegenüber dem Zwischenraume zwischen zwei benachbarten Flossenträgern zu liegen kommt. Ein Blick auf die Verhältnisse in der Fig. 7 wird dieses klar machen. Man kann sich vorstellen, daß der superfiziale Muskel den tiefen etwas umfaßte wie es auf dem hypothetischen Frontalschnitte Fig. 7 abgebildet ist, und Befestigung mit ihren medialen Rändern an den Flossenträgern selbst neben dem tiefen Muskel fand; schließlich sonderten sich die hier entspringenden Muskelbündel zweier benachbarter Muskeln von diesen letzteren ab und sind zu einem neuen Muskel vereinigt worden; schematisch ist dieses auf der Fig. 8 abgebildet. Daß der Differenzierungsprozeß eben in dieser Weise zustande kam, kann man aus dem Gange der Embryonalentwicklung der *Amia calva* ersehen. Physiologisch ist er auch leicht zu verstehen — wenn bei einseitiger Kontraktion des ganzen superfizialen Muskels der Strahl auf die entsprechende Seite geneigt wird, so ist es klar, daß bei zweiseitiger Kontraktion der hinteren Teile dieses Muskels der Strahl niedergedrückt wird; ebenso begreiflich ist es, daß, wenn die vorderen Fasern des danachfolgenden Muskels an diesem Strahle Insertion finden, eine Kontraktion dieser Fasern genau denselben Effekt hervorrufen wird, mit andern Worten, es werden alle Muskelfasern die am hinteren Rande eines Hautstrahles inserieren eine physiologische Einheit vorstellen; hiermit ist aber alles für die Ausbildung einer neuen morphologischen Einheit gegeben, unter der Voraussetzung natürlich, daß die Funktion derselben nützlich ist. Daß in der Ausbildung eines neuen Muskels zwei Metamere teilnahmen ist ebenfalls verständlich, wenn wir bedenken, daß dieser Muskel auf der Grenze zwischen zwei Metameren entstehen mußte (Insertion am hinteren Rande des Strahles) und daß die Gliederung des Hautskelettes nur sekundär mit der Gliederung der primären Bestandteile der Flossen übereinstimmt — die Zahl der Hautstrahlen war beträchtlich höher (wie auch jetzt bei den *Chondrostei*) und sie konnten in verschiedenster Weise untereinander vereinigt werden. Theoretisch konnte ebenso gut ein dimerer Muskel an dem vorderen Rande des Strahles ausgebildet werden — er wäre aber, der Funktion nach ein Erector; diese wichtige Funktion wurde aber viel früher von dem starken tiefen Muskel übernommen.

Eine etwas gesonderte Stellung nimmt nach der Zusammensetzung der Flossenmuskulatur *Polypterus* ein. Hier entsprechen einem jeden Hautstrahle (Einzelflösschen) nur zwei Muskeln jederseits; beide Muskelpaare liegen beinahe oberflächlich und sind nur ein wenig zwischen den Seitenmuskeln eingeschoben; der stärkste Muskel, welcher seiner Funk-

tion nach ein Erector ist, liegt horizontal an der sagittalen Mittellinie des Körpers, zwischen den Myotomen der rechten und linken Seite in Form zweier Muskelbänder, welche zwischen den Enden zweier hintereinander folgender eingliedriger und beinahe horizontal liegender Flossenträger aufgespannt sind; vorne entspringt dieser Muskel am distalen Ende des vorderen Flossenträgers vermittels eines hier befestigten eigentümlichen Knorpelstückes, dann zieht er nach hinten zum folgenden Flossenträger, befestigt sich an diesem der ganzen Länge nach (Fig. 18, *err*) und inseriert vermittels einer kleiner Sehne am vorderen Vorsprunge des Hautstrahles; wie gesagt wird bei Kontraktion dieses Muskels der entsprechende Strahl (Einzelflosse) gehoben. Das andre Muskelpaar ist beträchtlich schwächer, es entspringt an der unteren (morphologisch hinteren) Seite des hinteren (morphologisch distalen) Teiles eines Flossenträgers und inseriert unten am hinteren Teile der Hautstrahlbasis (Fig. 18, *depr*); eine Kontraktion dieses Muskels drückt den Hautstrahl (und damit das ganze Einzelflößchen) nieder. Bei *Polypterus* sind Seitenbewegungen der Flößchen ganz ausgeschlossen und dementsprechend sind auch keine besonderen Musculi inclinatores vorhanden.

Da beide Muskeln bei *Polypterus* von den Seitenmuskeln bedeckt sind, so müssen sie der tiefen Muskulatur zugerechnet werden; ob sie aber den tiefen Muskeln der Holostei und Teleostei entsprechen erscheint sehr zweifelhaft — der Erector entspringt bei *Polypterus* von dem entsprechenden und dem davorliegenden Flossenträger, bei den Teleostiern aber vom entsprechenden und dem danachfolgenden Flossenträger, der Depressor entspringt bei *Polypterus* vom entsprechenden, bei den Knochenfischen aber vom darauffolgenden Flossenträger. Diese Schwierigkeiten kann man nur mit Hilfe einer embryologischen Untersuchung mit Sicherheit überwinden. Eine Annahme kann aber die Verschiedenheiten erklären — die Anpassung des Hautskelettes an die Flossenradien und damit zusammenhängende Differenzierung der entsprechenden Muskulatur ist bei den Crossopterygiern unabhängig von den gleichen Prozessen bei den Holostei eingetreten; die erste Hälfte dieser Annahme ist aber paläontologisch leicht zu beweisen — bei allen älteren Crossopterygiern waren zahlreiche feine Hautstrahlen vorhanden, und eine vollendete Anpassung der Hautstrahlen an die Flossenträger ist überhaupt nur in der Dorsalis der *Polypteridae* bekannt. Wenn wir die Analis des *Polypterus* in Betracht ziehen, so erscheint aber auch die zweite Hälfte unsrer Annahme wenigstens als sehr wahrscheinlich — die Zahl der Hautstrahlen ist hier beträchtlich höher

als die Zahl der Flossenträger und die Muskulatur läßt nicht weitere Differenzierungen erkennen als die uns auch bei den niederen Fischen bekannte Teilung in eine superfiziale und eine tiefe Schicht. Der oberflächliche Muskel erscheint als eine einheitliche Muskelmasse, welche distal sich in den Hautstrahlen entsprechende Bündelchen teilt (Fig. 17). Die tiefe Schicht kann in mindestens drei Muskeln geteilt werden. (Fig. 18). Wenn man also von sekundären Verschmelzungen, welche ja auch bei Selachiern oft vorkommen, absieht, so muß man dieses Muskelsystem als sehr primitiv ansehen. Von diesem Standpunkte ausgehend, kann man denken, daß auch in der Rückenflosse die Differenzierung nicht weiter gegangen ist und daß beide Muskeln den beiden primären Muskelschichten eines Musculus radialis entsprechen; es ist wahrscheinlich, daß der stärkere Musculus erector auch hier aus dem tiefen Muskel entstanden ist, der schwächere Depressor aber durch Umlagerung des superfizialen ausgebildet wurde.

Es ist interessant, daß dieselbe dorsale Flossenmuskulatur auch kontinuierlich in die epichordale Abteilung der Schwanzflosse übergeht (Fig. 18). Da bei keinem Fische (außer einigen Teleostiern, wovon gleich die Rede sein wird) hier eine eigne Muskulatur derselben Zusammensetzung wie in den Dorsalflossen vorhanden ist, so ist es klar, daß diese Muskulatur in der Tat der Dorsalflosse gehört und sekundär nach hinten in die Schwanzgegend verschoben ist; wie wir weiter sehen werden, ist nicht die Muskulatur allein, sondern zusammen mit dem entsprechenden Skelette nach hinten gewandert und es sind hier genau dieselben typischen Flossenträger wie in der Dorsalflosse vorhanden.

---

Hier ist der Ort, auf die Schwanzflosse einiger Teleostier aufmerksam zu machen, bei welchen diese nur physiologisch als solche erscheint, morphologisch aber die hinteren Teile der Dorsalis und Analis vorstellt. Dieses findet z. B. bei den *Apoda* statt; ich habe die Muskulatur der Schwanzflosse bei *Conger* untersucht, sie erscheint als unmittelbare Fortsetzung der Muskulatur der Rückenflosse dorsal, und der Afterflosse ventral; an einem jeden Hautstrahle inserieren die für diese Flossen charakteristischen drei Muskelpaare (Musculi inclinatores, erectores und depressores); da die Hautstrahlen der Schwanzflosse durch eine Reihe freier Flossenträger gestützt werden, die von ebensolchen der Dorsalis und Analis nicht unterscheidbar und auch nicht abgegrenzt sind, und außerdem auf dem äußersten Schwanzende noch ein Rudiment des typischen Teleostierschwanzskelettes, aus drei ganz kleinen

Hypuralia bestehend, erhalten ist, so erscheint es unzweifelhaft (es wurde diese Meinung auch früher schon ausgesprochen), daß wir es mit der nach hinten sekundär ausgebreiteten Rücken- und Afterflosse zu tun haben. Bei den *Apoda* ist wie gesagt noch ein kleines Rudiment des Skelettes der ursprünglichen homocerkalen Schwanzflosse erhalten geblieben; bei den *Fierasferidae* ist es aber ganz verschwunden — die primäre Schwanzflosse ist völlig reduziert und durch die Dorsal- und Analflosse funktionell ersetzt worden. Solch eine Schwanzflosse, die aus den zusammengetretenen Dorsal- und Analflossen gebildet ist und sekundär symmetrisch erscheint, hat Ryder gephyrocerkal genannt; für solche Flossen (aber nicht für alle sekundär symmetrischen Schwanzflossen. wie man das gewöhnlich tut) soll man diese Bezeichnung beibehalten.

Die Schwanzflosse des *Polypterus* kann also ebenfalls teilweise (nur in ihrer dorsalen Hälfte) als gephyrocerkal bezeichnet werden.

### Skelet der Caudalis.

Die epichordale Caudalis der Selachier wird durch eine Reihe Knorpelstäbe gestützt, welche unmittelbar auf den Neuralbögen sitzen (auf dem elastischen Längsbande, im Falle es vorhanden ist), ohne aber mit ihnen zu verschmelzen; die Zahl dieser Radien übertrifft gewöhnlich etwas die Zahl der Halbwirbel in der entsprechenden Region, besonders im vorderen Teile der Flosse; im hinteren Teile derselben stimmt diese Zahl gewöhnlich mit der Bogenzahl ungefähr überein oder ist sogar niedriger (*Mustelus*). Die Entwicklungsgeschichte zeigt, wie wir das gesehen haben, daß diese Radien unabhängig vom Achsenskelette angelegt werden. Bei *Heterodontus* erreichen diese Radien im vorderen Teile der Schwanzflosse nicht einmal das Achsenskelet, während die allerletzten jedoch mit den entsprechenden Neuralbögen verschmelzen (Whitehouse 10). Eine Gliederung ist bei den Radien der epichordalen Caudalis nur in seltenen Fällen nachgewiesen; P. Mayer (86) gibt so eine für *Squatina* und *Torpedo* an; die progressive Ausbildung der dorsalen Hälfte der Schwanzflosse bei Rochen und Rochen-ähnlichen Haien, wodurch eine annähernde Symmetrie erzielt wird, kann aber kaum als primitives Merkmal angesehen werden; deshalb scheint es mir unwahrscheinlich, daß diese Gliederung Reste einer ursprünglichen Segmentation vorstellen können.

Bei *Heptanchus* sind ebenfalls gegliederte Radien (das distale Glied ist klein) im hinteren Teile der epichordalen Caudalis vorhanden, wie

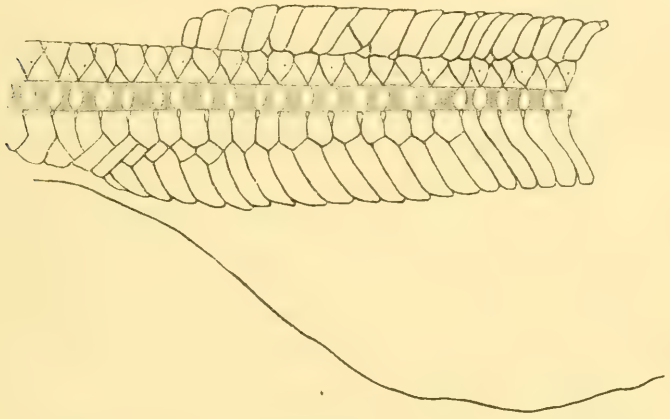
das P. Mayer angibt, und ich auf Grund eigner Beobachtungen bestätigen kann; — in diesem Falle sind es aber wahrscheinlich Spuren einer primären Gliederung: von einer progressiven Entwicklung kann bei *Heptanchus* keine Rede sein — einen entsprechenden Flossenlappen besitzt die epichordale Caudalis beinahe gar nicht, es befindet sich nur am äußersten Ende ein Überrest desselben. Ähnliche Endglieder findet Deinega (09) bei *Chlamydoselachus*. Es ist von Bedeutung, daß gerade bei den beiden primitivsten rezenten Selachiern solch eine Gliederung nachgewiesen ist. Wenn wir bedenken, daß die Ontogenese zu Gunsten der Annahme spricht, daß dieses Skelet reduziert ist, so gewinnt unsere Deutung der Endglieder der Radien bei *Heptanchus* und *Chlamydoselachus* als Überreste einer primär deutlicheren Gliederung, sehr viel an Wahrscheinlichkeit. Eine sehr vollkommene Gliederung des Skelettes der epichordalen Caudalis war bei *Pleuracanthus* vorhanden — hier waren die Radien genau ebenso wie auch in der kontinuierlich mit ihr verbundenen Rückenflosse mindestens zweigliedrig, wahrscheinlich aber (nach Jaekels neuerer Rekonstruktion) dreigliedrig.

Alles dieses macht es wahrscheinlich, daß die Radien der epichordalen Caudalis nicht nur den Radien der Dorsalis homodynam sind, sondern auch bei den Vorfahren der rezenten Fische ebenso gegliedert waren. Bei den Selachiern hat die epichordale Caudalis eine starke Reduktion erlitten, was wahrscheinlich mit der Ausbildung einer Heterocerkie aus der Protocerkie im Zusammenhange stand. Besonders deutlich ist solch eine Reduktion bei Formen mit scharf ausgesprochener Heterocerkie wie *Carcharias*, *Zygaena*, zu sehen. Anderseits unterliegen bei sekundärer Ausbildung einer annähernden Symmetrie wie bei einigen Haien (*Squatina*), und Rochen, die Radien der epichordalen Caudalis einem progressiven Wachstume und können auch sekundär einige Gliederung erwerben.

Die hypochordale Abteilung der Schwanzflosse unterscheidet sich von der epichordalen dadurch, daß die Knorpelradien derselben mit dem Achsenskelette untrennbar verbunden sind. Spuren einer primären Selbständigkeit sind aber noch in den »losgelösten Dornen« des vorderen Teiles der Flosse erhalten. Solche freie Knorpelstücke wurden von Mivart für *Mustelus* in der Zahl 7—8 beschrieben, ebensolche Elemente fand er bei *Lamna*; Haswell fand 6 solche Knorpelstücke bei *Carcharodon*; K. Fürbringer und W. Deinega etwa 16 bei *Chlamydoselachus* und schließlich bildet Whitehouse 2 selbständige Knorpelstücke bei *Heterodontus* ab. Ich habe sorgfältig das Schwanzskelet eines

jungen, etwa 26 cm langen *Heptanchus cinereus* präpariert; der vordere Teil desselben ist auf der Fig. 2 widergegeben; hypochordal kann man 14 selbständige Knorpelstücke sehen, welche an die unteren Bögen anstoßen. Die vorderen 2 Knorpelstücke sind klein und sitzen jedes an einem entsprechenden unteren Bogen; das dritte breitere Stück ist offenbar durch Verwachsen zweier Radien entstanden, wie man das aus der relativen Breite und dem Vorhandensein einer leichten Längsfurche schließen kann; auf dem danachfolgenden Bogen sitzen zwei schon ziemlich lange Radien und weiter folgt eine Reihe ebensolcher gut entwickelter ungefähr gleich langer Knorpelradien. Auf den drei nächsten Bögen sitzen je zwei Radien, wobei in den hinteren zwei Paaren der vordere Radius beträchtlich schwächer ausgebildet ist — offenbar ist er in Reduktion begriffen, um seinen Platz dem hinteren Radius zu geben und in dieser Weise eine volle Übereinstimmung der Segmentation des Flossenskelettes mit der Metamerie des Achsenskelettes zustande bringen. Schließlich sitzt der letzte freie Radius ebenso wie auch alle folgenden an die unteren Bögen angewachsene Radien, immer je ein auf dem entsprechenden Bogenpaare (Fig. 2 und Textfig. 6, S. 66). Im Ganzen artikulieren die erwähnten 14 Radien, unter denen einer offenbar doppelt ist (also müssen wir eigentlich 15 Radien zählen) mit 10 unteren Bögen. Es ist klar, daß die »losgelösten« Dornen in der Zahl mit den Elementen der Wirbelsäule nicht übereinstimmen: wie auch in allen übrigen unpaarigen Flossen übertrifft die Radienzahl die Zahl der Segmente des Achsenskelettes und es ist also einige Konzentration der Flosse auch in der hypochordalen Caudalis eingetreten. Bei dieser Form kann man auch den Weg nachweisen, in welchem eine numerische Übereinstimmung zwischen diesen Skeletteilen erzielt wird — in einem Falle ist eine Verwachsung zweier Radien untereinander, die mit einem und demselben unteren Bogen artikulieren, eingetreten; in zwei Fällen haben wir eine Reduktion des einen der beiden Radien, welche an einem Bogen sitzen, nachgewiesen; wenn eine volle Übereinstimmung mit den Teilen des Achsenskelettes eingetreten ist (14. Radius) so findet ein Anwachsen an die entsprechenden unteren Bögen statt (alle weiter folgenden Radien). Bei *Chlamydoselachus* befinden sich mindestens 16 freie Knorpelradien (Textfig. 1), die vorderen derselben sind vermittels einiger Knorpelstücke von den Bögen getrennt (Spuren einer Gliederung?). Diese Radien entsprechen aber numerisch genau den unteren Bögen; hier ist also schon eine volle Übereinstimmung zustande gekommen; es ist aber auch recht gut möglich, daß bei *Chlamydoselachus* überhaupt keine merkenswerte Konzentration der

unpaaren Flossen eingetreten war, hierfür sprechen die Beobachtungen von K. Fürbringer (04), daß auch in der Analis und Dorsalis die Radienzahl der Zahl der Halbwirbel entspricht (ich lasse die Frage über die Bedeutung der Halbwirbel hier unentschieden). Bei *Scyllium canicula* finde ich vorne 5 freie Radien welche an 4 unteren Bögen artikulieren; bei *Mustelus vulgaris* sind hypochordal 8 freie Radien zu sehen, die an 6 unteren Bögen sitzen; bei *Carcharias glaucus* habe ich 7 selbständige Radien nachgewiesen, welche alle in der Lage genau den unteren Bögen entsprachen; in der hypochordalen Caudalis von *Sphyrna zygaena* sind 6 gut entwickelter Radien beweglich an 5 untere Bögen befestigt, bei dieser Form, wie auch bei *Carcharias* sind die



Textfig. 1.

*Chlamydoselachus anguineus*, vorderer Teil des Schwanzskelettes (nach Deinega).

Radien der hypochordalen Caudalis sehr stark ausgebildet, und haben das Aussehen ziemlich langer Knorpelstäbe (scharfe Heterocerkie und entsprechend schwache Ausbildung des epichordalen Skelettes); in der Schwanzflosse von *Scymnus lichia* finde ich unten 4 kleine Knorpelstücke, welche an zwei (und teilweise an den dritten) unteren Bögen sitzen; schließlich fand ich solche freie Knorpelstücke weder bei erwachsenen *Acanthias vulgaris*, noch bei späten Embryonen — es sind hier nur ziemlich kurze und breite untere Dornen zu sehen.

Wir haben schon im ersten Teile dieser Arbeit gesehen, daß eine ganze Reihe Knorpelradien in der vorderen Hälfte der hypochordalen Schwanzflosse bei *Scyllium* und *Mustelus* selbständig angelegt werden und danach mit den unteren Bögen verschmilzt; dieses zeigt ganz unzweideutig wenigstens für diese Formen, daß die Knorpelradien vom

Achsenskelette primär unabhängig sind. Ebenso haben wir gesehen, daß zur Zeit der Anlage nicht immer eine volle numerische Übereinstimmung mit den Metameren des Achsenskelettes vorhanden ist; die Radien werden zuweilen (*Scyllium*) in einer etwas höheren Anzahl angelegt und werden danach vermittels Verschmelzungen an die Zahl der Bögen angepaßt. Nähere Untersuchung zeigt, daß das Vorhandensein freier Radien im vorderen Teile der hypochordalen Caudalis bei Squaliden vielmehr eine Regel, als eine Ausnahme vorstellt; diese Radien entsprechen nicht immer den Elementen der Wirbelsäule, die vorderen sind öfters etwas zahlreicher, die weiteren sind gewöhnlich in der Anordnung genau der Gliederung des Achsenskelettes angepaßt und schließlich ist die größte Mehrzahl der Radien völlig mit den entsprechenden Bogenpaaren in je ein Stück verschmolzen. Daß wir ein Anwachsen freier Radien an das Achsenskelet und nicht einen umgekehrten Prozeß einer Loslösung unterer Dornen, spätere Konzentrierung derselben usw. vor Augen haben, zeigen außer ontogenetischen Vorgängen auch noch andere Bedenken. Physiologisch ist eine Ablösung der Stützelemente vom Achsenskelette, also eine Verminderung der Widerstandsfähigkeit in der stärksten und in progressiver Ausbildung begriffenen Flosse unbegreiflich, und zwar desto mehr, weil es von einer Konzentration und damit von einer Störung der Konkordanz mit dem Achsenskelette begleitet wird — letzteres hat aber eine mindere Biegsamkeit des Schwanzes in Folge. Umgekehrt ist es sehr gut zu verstehen, daß eine numerische und topographische Anpassung der Radien an die Elemente des Achsenskelettes sehr stark die Biegsamkeit des Schwanzes erhöhen kann, ein Anwachsen dieser Radien an die unteren Bögen hat aber eine sehr starke Stütze der ganzen Flosse gegeben. Schließlich scheint es mir, daß eine in systematischer Reihenfolge angeordnete Formenreihe, in welcher ich die untersuchten Arten, und daneben die Zahl der »abgelösten Dornen« bezeichnet habe, alle Zweifel beiseitigt.

Notidanidae. *Heptanchus cinereus.* 14—15 freie Radien an 10 unteren Bögen.

Chlamydoselachidae. *Chlamydoselachus anguineus.* 16 freie Radien an 16 Bögen (Deinega).

Heterodontidae. *Heterodontus philippi.* 2 freie Radien an 1 bis 2 Bögen (Whitehouse).

Scylliidae. *Scyllium canicula.* 5 freie Radien an 4 Bögen.

Carchariidae. *Carcharias glaucus.* 7 freie Radien an 7 Bögen.
*Mustelus vulgaris.* 8 freie Radien an 6 Bögen.

Sphyrnidae. *Sphyrna zygaena.* 6 freie Radien an 5 Bögen.
Lamnidae. *Lamna cornubica.* 4 Radien (?) (Abb. Mivart).
Spinacidae. *Scymnus lichia.* 4 kleine Knorpelstücke an 2—3 Bögen.
*Acanthias vulgaris.* Keine freie Radien.
*Spinax niger.* Keine freien Radien.
Rhinidae. *Rhina squatina.* Keine freien Radien (Abb. P. Mayer).
Torpedinidae. *Torpedo ocellata.* Keine freien Radien.

Freie Radien befinden sich also in der hypochordalen Caudalis bei der Mehrzahl untersuchter Haie, Ausnahme stellen nur die am stärksten spezialisierten Formen wie *Spinacidae* und besonders *Rhinidae* vor; ebenso sind solche Radien auch bei den höchst spezialisierten Elasmobranchiern, bei den Rochen, nicht nachgewiesen. Anderseits finden wir bei den primitivsten rezenter Haie, bei *Heptanchus* und *Chlamydoselachus* die größte Zahl solcher Radien, welche die primäre Selbständigkeit noch nicht verloren haben. Bei *Heptanchus* ist eine Übereinstimmung in der gegenseitigen Lage der Knorpelradien und unterer Bögen nicht vorhanden; bei allen übrigen Haien ist im erwachsenen Zustande eine Diskrepanz höchstens bei den 2—3 vorderen freien Radien ausgesprochen; die folgenden sitzen immer genau je ein Radius auf einem entsprechenden Bogenpaare.

Alles gesagte, wie auch die bei *Mustelus* und *Scyllium* ontogenetisch nachgewiesenen Tatsachen zeigen, daß bei den Vorfahren der rezenten Elasmobranchier in der hypochordalen Abteilung der Schwanzflosse eine Reihe von dem Achsenskelette unabhängiger Knorpelradien vorhanden war, welche den ebenfalls unabhängigen Radien der epichordalen Caudalis ebenso wie auch den Radien der übrigen unpaaren Flossen allgemein homolog sind. Die Zahl dieser Knorpelradien war etwas höher als die Zahl der Achsenskeletmetamere in der entsprechenden Gegend, folglich war das Skelet der Schwanzflosse, ebenso wie auch in den übrigen Flossen etwas konzentriert. Die Ontogenese erlaubt ein allmähliches Anwachsen dieser Radien an das Achsenskelet zu beobachten; dieser Prozeß schritt von hinten nach vorn fort, und wurde von einer numerischen und topographischen Anpassung des Flossenskelettes vermittels Konkrescenzen und Verschiebungen seiner Teile an die Gliederung des Achsenskelettes begleitet. An Skeletten erwachsener Formen kann man noch die letzten Etappen des Anwachsungsprozesses demonstrieren. Bei *Heptanchus* ist noch eine große Zahl (15) selbständiger Radien in dem vorderen Teile der

Schwanzflosse erhalten geblieben; eine numerische Übereinstimmung dieser Radien mit den Teilen des Achsenskelettes (10 Bögen) ist noch nicht erzielt, es sind aber Verschmelzungs- und Reduktionsprozesse nachweisbar, welche offenbar ihren Zweck in der Ausarbeitung solch einer Konkordanz haben. Bei *Chlamydoselachus* sind ebenfalls viele (16) freie Radien vorhanden, sie sind aber in ihrer Anordnung gut dem Achsenskelette angepasst. Bei andern Haien ist eine kleinere Anzahl Radien (bis 8) in Form selbständiger Knorpelstücke erhalten geblieben, die größtenteils in der Lage genau den unteren Bögen entsprechen. Schließlich sind bei einigen Spinaciden gar keine freie Radien mehr vorhanden; alle Radien sind an die entsprechenden Bögen angewachsen und haben auch ihre Form beträchtlich verändert, es ist jetzt nur eine zusammengedrängte Reihe breiter Knorpelplatten zu sehen, welche distal zur Anheftung der Muskeln verdickt sind.

Hier ist es Platz auf die interessante Rekonstruktion des Skelettes von *Pleuracanthus sessilis*, welche O. Jaekel (06) ausgeführt hat, aufmerksam zu machen. Erstens ist nach O. Jaekel bei *Pleuracanthus* nur eine Analflosse ausgebildet, in dieser Hinsicht ist also die Stellung desselben nicht so isoliert wie das angenommen wurde. Zweitens besteht das Skelet der hypochordalen Caudalis aus ebensolcher Reihe gegliederter (hier zweigliedriger) und vollkommen selbständiger Radien wie in der kontinuierlichen Rückenflosse; nur einige der vordersten Radien sind etwas höher spezialisiert (wie auch in der Analflosse) und numerisch an die Bögen des Achsenskelettes angepaßt, ohne aber mit denen zu verschmelzen; alle übrigen Radien der Caudalflosse, wie auch der Rückenflosse sind aber in der Zahl je zwei pro Metamer vorhanden. Diese Tatsachen sind außerordentlich interessant, es ist aber schwer bei so einer, doch isoliert stehenden Form, primitives vom sekundären zu trennen, und eine weitgehende direkte Vergleichung mit rezenten Formen, wie es auch anziehend scheint, könnte uns vielleicht zu irrtümlichen Schlüssen bringen. Wir werden nur bemerken, daß der Flossenbau des *Pleuracanthus* sich sehr stark der Vorstellung nähert, welche wir aus Vergleichung und Untersuchung der Ontogenese rezenter Haie, über die Flossen der Vorfahren derselben gewonnen haben (Textfig. 5, S. 66).

Bei den Chondrostei ist das Skelet der Schwanzflosse im allgemeinen nach demselben Bauplane wie bei den Selachiern zusammengestellt. Auf der Textfig. 7 ist das Skelet der Caudalis eines erwachsenen *Acipenser huso* abgebildet. Dorsal liegt eine Reihe vom Achsenskelette unabhängiger Knorpelstücke, welche unmittelbar auf dem

elastischen Längsbande sitzen; über eine Konkordanz oder Diskrepanz derselben mit den Neuralbögen ist es schwer genau zu urteilen, weil verschiedenste Verwachsungen im Achsenskelette beinahe noch öfter vorkommen als im Skelette der epichordalen Caudalis; augenscheinlich entspricht die Zahl der Radien ungefähr der Zahl der oberen Bögen, oder ist ein wenig höher. In der hypochordalen Schwanzflosse sitzen vorne an der Chorda einige untere Bögen, die den Hämalkanal begrenzen und weiter in einen unpaarigen Dornfortsatz vereinigt werden; mit diesen Dornen artikulieren unten noch je ein Endknorpelstück; bei dem Hausen habe ich sechs solche Knorpelstücke gesehen (Textfig. 7, S. 66). Es scheint mir sehr wahrscheinlich zu sein, daß diese Knorpelstücke die letzten Rudimente des primären, unabhängigen Skelettes dieser Flosse vorstellen, welches allmählich durch die progressiv sich weiterentwickelnden Dornfortsätze ersetzt wird. Anderseits kann ich aber die Richtigkeit dieser Deutung der Tatsachen nicht beweisen; es ist auch möglich, daß diese Knorpelstücke nicht Rudimente des ganzen primären Skelettes, sondern nur der distalen Glieder desselben vorstellen, indem die proximalen Teile mit dem Achsenskelette verschmolzen sind; schließlich kann man auch nicht die Möglichkeit einer sekundären Abgliederung leugnen.

In der Schwanzgegend ist die Zahl unterer Bögen, welche den Hämalkanal begrenzen nicht groß (etwa 6); hinter dem letzten Bogenpaare (Textfig. 7, *O.B.*) gabeln sich die Schwanzarterie und Vene, beide Zweige treten aus dem Kanale heraus und legen sich seitlich an die Basen einer Reihe Hypuralknorpel an, welche den unteren Bögen mit ihren Dornen sehr ähnlich sind, von ihnen sich aber dadurch unterscheiden, daß sie unpaarig sind und mit erweiterter Basis median an der Chorda sitzen. Wir haben gesehen, daß diese Hypuralknorpel von Anfang an in Form unpaariger Elemente angelegt werden. Man könnte denken, daß man in diesen Stützelementen Flossenträger erblicken kann (wie man öfters die ihnen unzweifelhaft homologen Hypuralia der Knochenfische bezeichnet), solch eine Deutung kann aber gar keiner Kritik widerstehen. Dagegen spricht eine Vergleichung mit den Selachiern, bei welchen die Reihe unterer Bögen nach hinten bis zum Ende des Schwanzes zieht, und bei welchen gerade in dieser Gegend die Flossenträger schon völlig ihre Selbständigkeit eingebüßt haben. Schließlich bringt uns das Vorhandensein noch paariger Interkalarknorpel in dieser Gegend (wenigstens in dessen vorderem Teile) (Textfig. 7) zur vollen Überzeugung, daß die Hypuralknorpel nichts andres wie untere Bögen mit ihren Dornfortsätzen vorstellen, welche ihren Hämalkanal verloren

haben und zu einem unpaarigen Knorpelstück verschmolzen sind (oder, mit anderen Worten, Dornen, deren paarige Bogenstücke reduziert sind). Durch diese Veränderung wurde die Basis dieser Skeletteile verschmälert, was eine Ausbildung größerer seitlicher Biegsamkeit dieser Schwanzgegend gleichzeitig mit Erhaltung einer beträchtlichen Festigkeit zu Folge hatte. Wir kommen also zum Schlusse, daß das Skelet der Schwanzflosse der Chondrostei seiner Zusammensetzung nach eng an dasjenige der Selachier anschließt; eine höhere Ausbildung findet ihren Ausdruck im Vorhandensein unpaariger Hypuralknorpel, welche nur eine Umbildung der unteren Bögen mit ihren Dornfortsätzen vorstellen. Das primäre unabhängige Skelet der hypochordalen Caudalis ist jedenfalls stark reduziert und hat seine Selbständigkeit verloren; möglicherweise stellen die distalen Knorpelstücke im vorderen Teile der Flosse Rudimente dieses Skelettes vor.

Bei den Holostei ist das Skelet der Caudalis schon beträchtlich verändert, wie wir das bei der Darstellung der Embryonalentwicklung derselben schon gesehen haben; ich werde in einigen Worten noch das Skelet erwachsener Formen beschreiben.

Bei *Amia calva* wird der Schwanz epichordal durch eine Reihe knöcherner Dornfortsätze gestützt, welche als unmittelbare Fortsetzung der Neuralbögen erscheinen; nach vorne, in der Richtung zum Rumpfgebiete hin gehen diese Dornfortsätze ohne ihre Länge und allgemeine Gestalt zu ändern in ebenso eine Reihe paariger knöcherner Fortsätze über, welche eine unmittelbare Fortsetzung der oberen Bögen vorstellen. Dieses macht wahrscheinlich, daß bei der Zusammensetzung der Dornfortsätze keine andre Bildungen Anteil genommen haben, und daß sie ein Verschmelzungsprodukt ausschließlich der stark in die Länge gezogenen Neuralbögen vorstellen. Wir haben gesehen, daß sie embryonal in der Tat durch Verschmelzung der Enden paariger oberer Bögen entstehen. Die epichordale Hälfte des Schwanzes wird bei *Amia* hauptsächlich, aber nicht ausschließlich durch die Dornfortsätze gestützt; distal von den letzten Dornfortsätzen liegen noch 4 kleine Knochenstäbe (Textfig. 8, S. 66), deren 2 letztere auch noch als Flossenträger funktionieren, indem sie die einzigen 5 kleinen Hautstrahlen der epichordalen Caudalis tragen. Embryonal werden diese Radien ganz selbständig außer irgend einem Zusammenhange mit dem Achsenskelette angelegt. Es sind diese wenigen Radien offenbar die letzten Reste des primären unabhängigen Skelettes, welches die epichordale Caudalis der Elasmobranchier und Chondrostei stützt. Diese Reduktion steht mit der Reduktion des epichordalen Schwanzlappens, einem

Prozesse, welcher schon bei den Selachiern eingetreten ist, im Zusammenhange. In der hypochordalen Caudalis wird das Hautskelet durch 10 knöcherne Dornfortsätze gestützt, welche an paarigen und knorpeligen unteren Bögen sitzen und durch 9—10 Hypuralia, die median unmittelbar an den Wirbelzentren sitzen (Textfig. 8) (die letzten zwei werden nicht mehr an Wirbelzentren, sondern an die mit unsegmentierten Knorpel bedeckte Chorda, also an dem Urostyl befestigt). Äußerlich sind diese Hypuralknochen den davorliegenden Dornfortsätzen vollkommen ähnlich und sie müssen ebenfalls Verschmelzungsprodukte paariger unterer Bögen in einen Dornfortsatz mit einer danachfolgenden Reduktion der eigentlichen Bogenstücke vorstellen. Die Ontogenese zeigt, daß wir gar keine Gründe haben sie als selbständige Flossenträger anzusehen. Weder bei der erwachsenen *Amia* noch embryonal kann man irgend welche Spuren eines primären vom Achsenskelette unabhängigen Skelettes der hypochordalen Caudalis nachweisen — unzweifelbar ist es vollständig reduziert worden und durch Derivate des Achsenskelettes ersetzt. Wir müssen anerkennen, daß diese Flosse ausschließlich durch Dornfortsätze gestützt wird.

Bei *Lepidosteus osseus* und *platystomus* deren Skelet ich präpariert habe, konnte ich in der epichordalen Caudalis keine Spuren so rudimentärer Radien des primären Skelettes nachweisen, wie wir sie bei *Amia* gesehen haben; das unabhängige Skelet dieser Abteilung der Schwanzflosse ist spurlos verschwunden; diesem entsprechend sind hier auch keine Hautstrahlen mehr vorhanden. Dorsal von der Achse wird der Schwanz ausschließlich durch Elemente der Wirbelsäule gestützt; bei *Lepidosteus platystomus* fand ich in dieser Gegend nur paarige nach oben in dünne Knochenstäbe ausgezogene Neuralbögen; bei *Lepidosteus osseus* konnte ich aber vier echte unpaarige Dornen an Stelle der paarigen Fortsätze der vorigen Art nachweisen, sie liegen im Bereiche der Schwanzes, gehören aber nicht zu den allerletzten Wirbeln (Fig. 1); die Vergleichung dieser beiden Skelette untereinander zeigt mit größter Klarheit, daß diese Dornfortsätze Verschmelzungsprodukte paariger Bögen vorstellen ohne Anteil noch eines dritten Komponenten (ich glaube aber kaum, daß der bezeichnete Unterschied konstant zwischen *Lepidosteus platystomus* und *osseus* in dieser Form besteht, vielmehr werden es individuelle Variationen vorstellen, die bei beiden Arten vorkommen können). Ventral wird die Flosse durch 8 ebensolche untere Bögen mit Dornfortsätzen wie bei *Amia* (nur mit dem Unterschiede, daß hier keine knorpeligen

Teile und Interkalarien mehr vorhanden sind) und 5 ähnliche Hypuralknochen gestützt (Fig. 1).

Eingehend das Skelet der Schwanzflosse der Teleostier zu beschreiben ist nicht der Zweck dieser Arbeit, wir besitzen viele sehr genaue Beschreibungen verschiedenster Arten; ich halte es aber für notwendig auf die Deutung der einzelnen Teile aufmerksam zu machen, welche mit Notwendigkeit aus der Vergleichung mit den Holostei folgt.

In der epichordalen Abteilung des Schwanzes z. B. bei *Salmo* (Textfig. 9, S. 66), liegen hinter unzweifelbaren oberen Dornfortsätzen noch zwei oder drei ganz ähnliche, aber mit der Wirbelsäule nicht zusammenhängende Knochen — die »falschen Dornen«, deren Deutung bis jetzt noch nicht festgestellt ist. Es sind aber deutliche Rudimente oberer Bögen vorhanden, welche diesen »falschen Dornen«, oder wenigstens dem ersten derselben entsprechen; außerdem sind weniger deutliche Rudimente in den sog. Deckstücken zu ersehen. Noch wichtiger ist die Tatsache, daß bei *Salmo* der vorderste »falsche Dorn« zuweilen mit dem entsprechenden Bogen verbunden ist, und also als echter Dorn erscheint. Embryonal haben wir diesen drittletzten »falschen Dorn« als Verschmelzungsprodukt paariger Neuralbögen im vollen Zusammenhang mit diesen und also als echten Dorn bei jungen Larven von *Salmo fario* gesehen; bei späteren Larven konnten wir entweder einen einseitigen Zusammenhang mit dem Neuralbogen nachweisen, oder es war dieser Dorn völlig von dem entsprechenden Bogenpaare abgelöst. Die Loslösung dieses drittletzten Dornen von der Wirbelsäule geschieht deutlich vor unsern Augen. Die Übereinstimmung der letzten zwei »falschen Dornen« mit dem drittletzten, wenn dieser völlig abgelöst ist, ist so groß, daß man nicht zweifeln kann, daß auch diese sekundär von der Wirbelsäule getrennt sind. Wir kommen also zum Schlusse, daß die »falschen Dornen« richtige von den entsprechenden Neuralbögen abgelöste Dornfortsätze vorstellen. Die Ablösung derselben ist mit einer Reduktion dieser Teile in der homocerkalen Schwanzflosse verbunden; diese Reduktion ist bei verschiedenen Teleostiern in verschiedenster Weise ausgesprochen und dementsprechend kann die Zahl der abgelösten Dornen variieren; hoch wird aber die Zahl niemals, weil bei weiter schreitender Reduktion auch die abgelösten Dornen selbst spurlos verschwinden; deshalb sind bei stark spezialisierten Formen oft gar keine entsprechenden Skeletteile nachweisbar — sie sind sekundär verloren gegangen.

Spuren eines primären unabhängigen Skelettes der epichordalen

Caudalis scheinen bei den Teleostiern nicht vorhanden zu sein, ebenso wie bei *Lepidosteus* ist es vollständig verschwunden.

In der hypochordalen Caudalis sind alle Unterschiede im Vergleiche mit den Holostei nur auf Formveränderungen zurückzuführen. Hypuralknochen stützen den größten Teil der Schwanzflosse und haben das Aussehen ziemlich breiter Platten. Bei *Salmo* sind sechs solche Hypuralia vorhanden, das vordere ist ein doppeltes Skeletstück (Textfig. 9, S. 66). Die Hypuralia werden embryonal in Form unpaariger unmittelbar an der Chorda sitzender Knorpelstücke angelegt, indem die davor liegenden Dornfortsätze als Verschmelzungsprodukt der Enden paariger Hämalbögen entstehen, und doch müssen wir sie als homodyname Bildungen ansehen, wie wir uns nicht nur der allgemeinen Ähnlichkeit wegen, sondern besonders aus der Vergleichung mit ihren unzweifelhaften Homologa bei den Holostei und Chondrostei überzeugen können. Die Hypuralia stellen untere Bögen mit ihren Dornfortsätzen vor, welche nur den Hämalkanal verloren haben.

Wie Hypuralia, so können auch die unteren Bögen im Bereiche der Flosse beweglich mit den Wirbelzentren artikulieren, sie können aber auch mit diesen ein Knochenstück bilden. Die letzten Dornfortsätze können ebenso wie die Hypuralia in Knochenplatten verbreitert sein. Ein progressives Breiterwerden der Hypuralia bei gleichzeitiger Verminderung der Zahl derselben, ist ein für Teleostier besonders charakteristischer Prozeß; besonders spezialisierte Formen der Schwanzflossen besitzen nur 1—2 verhältnismäßig große dreieckige Platten zur Stützung des ganzen Flossenlappens.

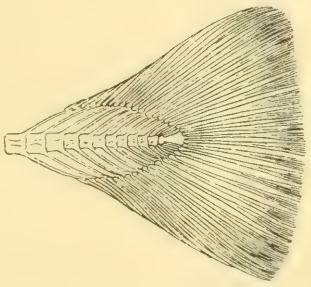
Wie auch bei den Holostei kennen wir gar keine Tatsachen, welche zur Annahme eines Vorhandenseins irgendwelcher Reste vom Achsenskelette genetisch unabhängiger Flossenträger Anlaß geben könnten. Vergleichung mit den niederen Fischen zeigt, daß wenn bei fernen Vorfahren der Teleostier wahrscheinlich auch eine Verschmelzung des primären Skelettes der hypochordalen Caudalis mit der Wirbelsäule eingetreten war, so hat es jedenfalls nicht nur spurlos seine Selbständigkeit eingebüßt, sondern auch eine Reduktion erlitten und wurde durch Elemente des Achsenskelettes vollständig ersetzt; embryonal können wir nichts außer Bestandteilen der Wirbelsäule nachweisen. Deshalb bezeichnen wir das Skelet der Caudalis der Teleostier (wie auch der Holostei) nicht als Verschmelzungsprodukt zweier genetisch verschiedenwertiger Gebilde, sondern als richtige Dornfortsätze.

Dieselbe Ursache, welche bei den Selachiern ein Anwachsen an das Achsenskelet und Reduktion des primären Flossenskelettes hervor-

rief, hat auch die weiteren Prozesse veranlaßt. Wir wissen, daß die Schwanzflosse das wichtigste Locomotororgan eines Fisches vorstellt, aber »je mehr die Bewegung des Fisches von der Bewegung des Schwanzendes abhängt, desto mehr gibt die Vergrößerung der Widerstandsfläche nur dann einen Vorteil, wenn sie auf das hinterste Schwanzende lokalisiert ist. Die Schwanzflosse wird sich mit Vorteil möglichst nach der Breite und nur mit Schaden in der Längsrichtung vergrößern können« (Strasser 82, S. 104). Dieses ist die Ursache einer progressiven Verkürzung der Schwanzflosse. Wellenartige Bewegungen des ganzen Körpers bei Ortsbewegung eines wurmähnlichen Tieres wurden bei fernen Vorfahren der Fische, im Zusammenhange mit der Ausbildung weniger biegsamer Abschnitte — des Kopfes und Rumpfes, auf hintere Abschnitte des Körpers übertragen, und führten zur Ausbildung einer Schwanzflosse. Die wichtigsten Umbildungsprozesse der letzteren, wie wir sie in der Reihe rezenter Fische sehen, stehen mit einer Verkürzung des Schwanzes und also mit einer progressiven Ausbildung der Schwanzflosse — mit einer Konzentrierung derselben im Zusammenhange. Steigernde Widerstandsfähigkeit, welche die Verkürzung des Schwanzes begleiten mußte, wurde durch das Anwachsen der Radien an das Achsenskelet erzielt; weitere Verkürzung, und also Verminderung der Zahl der Stützelemente, mußte immer von einer Verstärkung der einzelnen Elemente begleitet werden. Das Schwanzende wird reduziert, die Zahl der Hypuralia vermindert durch Reduktion und Verschmelzung — es entsteht eine kurze, aber breite und starke Flosse. Am weitesten sind diese Prozesse bei den Teleostiern fortgeschritten — die Verminderung der Zahl der Stützelemente ist maximal — sie können in extremen Fällen bis auf ein Hypurale reduziert sein, dabei ist es aber in diesem Falle ein starker und verhältnismäßig großer dreieckiger Knochen, welcher alle Radien der Flosse trägt und ein kontinuierliches Ganzes mit dem Ende der Wirbelsäule vorstellt.

Wir müssen unsere Aufmerksamkeit noch den Schwanzflossen einiger Teleostier schenken, bei welchen das Skelet annähernd symmetrisch erscheint; diese sekundäre Symmetrie wird als Diphycerkie oder jetzt öfter als Gephyrocerkie bezeichnet. Es sind zwei Arten solcher Flossen vorhanden, auf deren Verschiedenheit bis jetzt zu wenig geachtet wurde. Die erste Art annähernd symmetrischer Schwanzflossen ist für die *Gadidae* charakteristisch. Auf der Textfig. 2 ist das Schwanzskelet eines *Gadus* abgebildet; die beinahe volle Symmetrie ist durch eine Reduktion des hinteren Teiles der Wirbelsäule und der mit ihr verbundenen

Skeletteile (Epuralia und Hypuralia) bis auf einen kleinen Überrest, in welchem der Urostyl und Rudimente einiger Hypuralia eingeschlossen sind, zustandegekommen; streng gesagt ist also diese Schwanzflosse doch homocerk (in diesem muß ich Whitehouse (10) beistimmen), es sind aber vorn wie dorsal so auch ventral eine große Anzahl echter und dabei nicht wesentlich veränderter Dornfortsätze hinzugekommen, welche als Träger der Hautstrahlen dieser Flossen funktionieren, so daß das ganze Schwanzskelet ein vollkommen symmetrisches Aussehen bekommt. Noch ein Schritt weiter, und eine Reduktion der letzten Hypuraliarudimente bis zum Schwunde hätte die Schwanzflosse auch morphologisch streng symmetrisch gemacht; scheinbar ist dieses aber noch bei keinem bis jetzt bekannten Knochenfische erzielt. Es ist angenommen, die sekundäre Diphycerkie, welche durch Reduktion des Endes der Wirbelsäule zustande kommt, als Gephyrocerkie zu bezeichnen — damit soll eine Flosse mit morphologisch ganz bestimmten Merkmalen gemeint sein (bis in Kleinigkeiten — es sollen die letzten kleinen Hypuralia mit dem Urostyl spurlos verschwinden — ein äußerlich symmetrisch an dem Ende der Wirbelsäule liegendes Hypurale ist doch maskirt unsymmetrisch, weil es ein morphologisch ventrales Stützelement vorstellt); gleichzeitig werden aber unter diesem Namen morphologisch so fundamental verschiedenartige Gebilde vereinigt, wie die Schwanzflossen von *Fierasfer* und *Mola* (annähernd auch die *Apoda*) einerseits und dieselben von *Coelacanthidae* und *Dipnoi* (annähernd auch der *Gadidae*) anderseits. Da die Bezeichnung »Diphycerkie« für die Schwanzflosse der Dipnoer beinahe allgemein angenommen ist, ich aber denke, daß diese Symmetrie sekundär ist, so halte ich es für zweckmäßig diese Bezeichnung nicht nur für Dipnoer beizubehalten, sondern auch auf alle Fische zu verbreitern, deren sekundär symmetrische Schwanzflossen ausschließlich durch Dornfortsätze gestützt werden.



Textfig. 2.

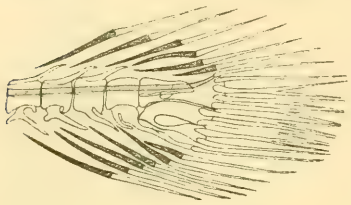
Schwanzskelet von *Gadus virens* (aus Bridge).

Für primäre Diphycerkie können wir die ebenfalls gebräuchliche Bezeichnung »Protocerkie« annehmen.

Da die Schwanzflosse der *Gadidae* durch Dornfortsätze gestützt wird, so muß sie als annähernd diphycerk bezeichnet werden.

Bei den *Apoda* ist ebenfalls eine vollständige Symmetrie noch

nicht erzielt, auch hier sind noch kleine Überreste des homocerkalen Schwanzskelettes erhalten geblieben; der Weg auf welchem die Symmetrie ausgebildet wird ist ganz ähnlich — es ist eine Reduktion des hinteren Teiles der Wirbelsäule mit dem eigentlichen Schwanzskelette zusammen; die Mittel, auf deren Kosten ein neues Skelet der Caudalis aufgebaut wird, sind aber fundamental verschieden. Auf der Textfig. 3 ist das Skelet von *Anguilla* abgebildet; das ganze Körperende wird von einer kontinuierlichen Flosse umrahmt, welche vorn unmittelbar in die Rücken- und Afterflosse übergeht und durch genau ebensolche vom Achsenskelette unabhängige Flossenträger gestützt wird; nur am äußersten Schwanzende sitzen einige Hautstrahlen an dem durch drei kleine Hypuralia vorgestellten Rudimente des richtigen Schwanzskelettes. Es ist klar, daß die Dorsalis und Analis nach hinten sich bis zum Anschluß an die Schwanzflosse verbreitet haben, und diese allmählich verdrängten. Bei *Fierasfer* ist dieser Prozeß zum Schlusse gekommen — das richtige Schwanzskelet ist spurlos verschwunden und die Rücken- und Afterflosse sind am hinteren Ende des Körpers zusammengetroffen. Da der Ausdruck »Gephyrocerkie« von Ryder eben für solche Schwanzformen eingeführt wurde, so halte ich es für zweckmäßig diese Bezeichnung für solche sekundär symmetrische Schwanzflossen beizubehalten, welche durch unabhängige Flossenträger gestützt werden, die genetisch zu der Rücken- und Afterflosse gehören.



Textfig. 3.
Schwanzflosse von *Anguilla vulgaris* (nach R. Whitehouse).

Die Schwanzflosse von *Polypterus*, welche ebenfalls oft als diphycerk bezeichnet wird, nimmt eine abgesonderte Stellung ein, indem sie nur teilweise an die Flossenform anschließt, welche wir gephyrocerk nennen wollen. Erstens ist diese Flosse wie bekannt, innerlich nicht streng symmetrisch — die ventrale Abteilung ist ein wenig stärker. Zweitens wird aber die Schwanzflosse von *Polypterus* ventral durch echte Dornfortsätze gestützt und ist also in dieser Abteilung der hypochordalen Caudalis der übrigen Teleostomi homolog. Dorsal wird die Flosse durch vollständig selbständige Flossenträger gestützt, welche genau ebenso gebaut sind wie die Flossenträger der Rückenflößchen; wir haben schon gesehen, daß auch die Muskulatur ebenso wie in der Dorsalis differenziert ist. Es ist unzweifelhaft, daß hier ein allmähliches

Wandern nach hinten in den Bereich der Schwanzflosse von Elementen, die genetisch zur Dorsalis gehören, stattfand. Auf dem einzigen uns bekannten Entwicklungsstadium sind die Flossenträger der epichordalen Caudalis ebenfalls ganz selbständig und denen der Dorsalis ähnlich (Budgett 01). Auf der Fig. 18 ist die allmähliche Lageveränderung der Flossenträger beim Übergange vom Rumpfe zum Schwanz zu sehen; beinahe horizontal liegende Flossenträger der Dorsalflößchen bekommen in der Richtung zum Schwanze eine schräge Stellung; der letzte Flossenträger eines Rückenflößchens unterscheidet sich auch der Lage nach nicht merkbar vom ersten Träger des Schwanzes; andre Unterschiede sind zwischen den Flossenträgern beider Gebiete nicht vorhanden — sie stellen in beiden Fällen eingliedrige Knochenstäbe vor, welche distal ein kleines Köpfchen zur Artikulation mit dem Hautstrahle tragen und hinten mit einem kleinen Knorpelstücke verbunden sind.

Es ist klar, daß die epichordale Abteilung des Schwanzes von *Polypterus* in für gephyrocerkale Schwanzflossen typischer Weise aufgebaut ist; die hypochordale Abteilung wird aber durch Dornfortsätze gestützt und ist der ventralen Hälfte einer diphycerkalen Flosse ähnlich (abgesehen von der noch nicht streng erreichten Symmetrie).

### Muskulatur der Caudalis.

Eigne Muskulatur ist bei Selachiern nur in der hypochordalen Abteilung der Schwanzflosse vorhanden und besitzt viele Besonderheiten, welche sie scharf von der Muskulatur der übrigen unpaaren Flossen scheidet. Wir haben im ersten Teile dieser Arbeit über die Entwicklung dieser Muskulatur schon gesprochen, sie wird in ganz andrer Weise als die Muskeln der Dorsalis angelegt und ausgebildet. Diese Muskulatur ist nicht in einzelne Muskeln geteilt, welche in diese oder andre bestimmte Beziehungen zu Skeletradien treten könnten; sie ist einschichtig und stellt eine dicke ununterbrochene Masse sehr zahlreicher Muskelbündel vor, deren allgemeine Anordnung man auf der Fig. 16 sehen kann. Es ist die Meinung angenommen, daß diese Muskulatur sich scharf von der Muskulatur aller bekannten Flossen in der Hinsicht unterscheidet, daß sie an die ausgebreiteten Enden der Knorpelradien (Dornen) selbst inseriert. Dieser Unterschied ist aber bei näherer Untersuchung nicht so wesentlich wie es scheinen könnte: bei den meisten Selachiern befestigt sich diese Muskulatur an der Haut und anderseits an den Knorpelfortsätzen (Radien); bei den höheren Teleostomi entspringt die entsprechende (und homologe) Muskulatur von den Dornen, und inseriert an den Hautstrahlen; der Unterschied

besteht nur darin, daß der scheinbare Ursprung bei den Selachiern zur Insertion bei den höheren Fischen wird und umgekehrt, mit andern Worten scheint der beweglichere Anheftungspunkt zum weniger beweglichen zu werden.

Die Muskulatur der hypochordalen Caudalis befestigt sich nicht bei allen Selachiern an horizontal ausgebreiteten Enden der Radien (bzw. Dornen) — dieses ist eine besonders für die *Spinacidae* charakteristische Eigentümlichkeit; aber auch bei den Spinaciden selbst befestigen sich die Muskelbündel nicht nur an diese Enden der Knorpelfortsätze, sondern überhaupt an der ganzen freien (von den Myotomen nicht bedeckten) Fläche derselben (Fig. 10). Proximal bedeckt diese Muskelschicht teilweise die ventralen Enden der Stammuskulatur und wird hier hauptsächlich an der Haut befestigt. Auf Fig. 16 kann man sehen, daß die Muskelfasern in dem größten Teile der Flosse schräg von hinten und oben nach vorne und unten gerichtet sind, nur im allervordersten Teile der Flosse ist die Fasernrichtung eine etwas andre (nach hinten). Da die Richtung der Knorpelfortsätze (Radien) eine gerade umgekehrte ist und die Muskelbündel sie unter einem beinahe rechten Winkel kreuzen, so ist die Funktion dieser Muskulatur ziemlich klar — bei Kontraktion nähert sie die Enden der Fortsätze (Radien) zueinander und biegt den Schwanz aus, so daß das nach oben gebogene Ende des Achsenskelettes eine annähernd horizontale oder sogar eine etwas nach unten geneigte Lage bekommt. In dieser Weise ist die Muskulatur bei den Spinacidae ausgebildet; bei den übrigen Squaliden ist sie etwas weniger spezialisiert. Schon bei *Scyllium* sind nur sehr kleine Enderweiterungen zur Befestigung der Muskelbündel vorhanden, die Fortsätze sind stärker in die Länge ausgezogen und auf deren freien Fläche befestigen sich ziemlich gleichmäßig die Muskelbündel. Bei *Mustelus* und *Heptanchus* kann man nur Andeutungen auf eine Erweiterung der Enden nur einiger am stärksten ausgebildeter Knorpelfortsätze nachweisen. Schließlich sind bei *Carcharias* und *Zygaena* nicht nur keine Vorsprünge am Ende zur Muskelbefestigung vorhanden, sondern es ragen im größten Teile der Flosse, (nur das vordere Teil ausgeschlossen) die Enden der Knorpelfortsätze (Radien) frei unter der Muskelschicht hervor; bei diesen Formen wird also die Muskulatur nur an einem mittleren Teile der Seitenfläche der Knorpelfortsätze (Radien) angeheftet.

Auf der Fig. 9 ist ein schräger Querschnitt (den Muskelfasern parallel) durch die Schwanzflosse von *Zygaena* im vorderen Teile derselben abgebildet. Der Schnitt trifft eine ganze Reihe der Knorpelfortsätze

beinahe im Querschnitte und einige Muskelbündel im Längsschnitte; man sieht, daß die Muskelbündel von der Haut unterhalb des Seitenmuskels entspringen und an der ganzen Seitenfläche der unter den Myotomen hervorragenden Teile der Fortsätze (Radien) befestigt werden. Wie man sehen kann, überdeckt diese Muskulatur nicht so stark den ventralen Rand des Seitenmuskels wie bei den Spinaciden (bei *Scymnus* liegt vorne ungefähr die Hälfte des Muskels auf den Myotomen).

Bei *Heptanchus* ist der hypochordale Schwanzmuskel eine gleichmäßige unsegmentierte Muskelmasse, welche proximal an dem ventralen Rand des Seitenmuskels nur anliegt; die zahlreichen Muskelbündel ziehen schräg von hinten, oben und der Seite (Haut) nach vorne, unten und median (Knorpelfortsatz).

Offenbar müssen bei beiderseitiger Kontraktion dieser Muskulatur, deren Fasern die Knorpelfortsätze unter einem beinahe rechten Winkel kreuzen, die letzteren zueinander genähert werden; da die Fortsätze aber ein kontinuierliches Ganzes mit den entsprechenden Segmenten der Wirbelsäule vorstellen, so werden wir als Resultat dieser Muskelkontraktion ein Auseinanderbiegen des nach oben gekrümmten Wirbelsäulenendes erhalten (oder sogar eine umgekehrte Krümmung); eine einseitige Kontraktion wird gleichzeitig den Schwanz auf die entsprechende Seite etwas biegen. Außer dieser Funktion — dem Auseinanderbiegen des Schwanzes, scheint aber bei Formen mit gut entwickeltem Skelette und Muskulatur der hypochordalen Caudalis noch eine andre weit minderwertige Funktion möglich zu sein, deren progressive Ausbildung zu der Umbildung dieser Muskulatur führen konnte, wie sie bei den höheren Teleostomi stattfindet. Die Anheftung der Muskelbündel an der Haut geschieht auf ziemlich weiter Ausdehnung, und ergreift auch das Gebiet, wo die proximalen Enden der Hornfäden liegen, wie man das auf der Fig. 9 sehen kann; folglich findet auch eine Anheftung an die Enden der Hornfäden Platz. Bei Kontraktion der entsprechenden (also der oberflächlichsten) Muskelbündel werden die Hornfäden wahrscheinlich nach vorne gezogen und dementsprechend kann als Resultat eine Spannung des ventralen Schwanzlappens eintreten.

Im allgemeinem kann man bestimmt sagen, daß die Muskulatur der hypochordalen Caudalis eine Lokomotorfunktion nicht trägt; diese letztere gehört ausschließlich dem Seitenmuskel an; die Schwanzmuskulatur dient zur Regulierung der Bewegungsrichtung in vertikaler Ebene (nach oben bei aufgehobener Schwanzflosse und nach unten bei niedergedrückter).

Ich habe bei dieser Beschreibung Ursprung und Insertionspunkt nicht bestimmt bezeichnet. Die allgemein angenommene Bezeichnung — Ursprung an der Haut und Insertion am Fortsatze, habe ich vermieden, weil sie nicht ganz richtig ist.

Ursprünglich konnte die Haut vielleicht Anheftungsstelle der Muskulatur sein, welche zur Bewegung freier vom Achsenskelette unabhängiger Radien diente und an diesen inserierte. Bei progressiver Ausbildung der Heterocerkie wurde der Schwanz nach oben gekrümmt und der ventrale Flossenlappen erfuhr eine progressive Verstärkung, die später noch von Anwachsen der Radien an das Achsenskelet begleitet wurde. Hierdurch verloren aber die Radien ihre Beweglichkeit — sie wurden zu Fortsätzen der unteren Bögen der Wirbelsäule. Dieses mußte aber ganz bedeutend die Muskeltätigkeit verändern: von hinten schräg nach vorne zu den Radien ziehende Muskelfasern, welche ursprünglich bei Kontraktion die Radien nach hinten neigten und die Flosse zusammenlegten, bekamen jetzt in den an das Achsenskelet angewachsenen Stützelementen einen beinahe fixen Punkt; da der Ursprung der Muskelbündel weiter nach hinten liegt und der Schwanz biegsam ist, so muß diese beweglichere Anheftungsstelle an der Haut eigentlich als Insertionsstelle bezeichnet werden. Also müssen wir sagen, daß die Muskelbündel der hypochordalen Caudalis der Selachier von unteren Fortsätzen (Radien) des Achsenskelettes entspringen, schräg nach oben und hinten ziehen und an der Haut (teilweise auch an Hornstrahlen) inserieren; bei zweiseitiger Kontraktion werden alle weiter hinten liegenden Teile des Schwanzes an die weiter vorne liegenden unteren Knorpelfortsätze angezogen — damit wird der Schwanz auseinandergebogen und niedergedrückt.

Die Muskulatur der Schwanzflosse von *Acipenser* ist im allgemeinen derselben der Selachier sehr ähnlich, so daß man an der vollen Homologie zwischen diesen Muskelbildungen nicht zweifeln kann; es ist aber eine weitere Differenzierung eingetreten, welche in der Teilung in zwei Schichten mit verschiedener Faserrichtung ihren Ausdruck findet. Die oberflächliche Schicht bedeckt teilweise den ventralen Rand des Seitenmuskels; die Muskelfasern sind von oben, hinten und der Seite, nach unten, vorne und median gerichtet (also wie im Muskel der Selachier); sie werden in einiger Entfernung vom unteren Ende der Knorpelfortsätze befestigt (Fig. 21). Diese Schicht ist im größten Teile der Flosse gut entwickelt, verschwindet aber hinten (Fig. 21). Die tiefe Muskelschicht zieht bis zum hinteren Ende der Schwanzflosse; deren Muskelfasern kreuzen die Fasern der oberflächlichen

Schicht unter einem rechten Winkel; proximal entspringen sie von den nächsten Myosepten, ziehen schräg nach hinten und inserieren distal an der Seitenfläche der Knorpelfortsätze (Fig. 22). Die Funktion des hypochordalen Muskels ist wahrscheinlich derjenigen bei Selachier ähnlich; die oberflächliche Schicht wird bei zweiseitiger Kontraktion den Schwanz auseinanderbiegen; am stärksten ist sie vorne in der Gegend der maximalen Krümmung des Schwanzes ausgebildet und verschwindet hinten. Die Fasern der tiefen Muskelschicht nehmen im hinteren Teile der Flosse eine schrägere Richtung als die Knorpelfortsätze an; also wird bei Kontraktion dieses Muskels wahrscheinlich ein ähnlicher Effekt erzielt — die Schwanzflosse wird nach unten gebogen, aber nur im hinteren Teile derselben; vorne nehmen nämlich die Fasern dieser Muskelschicht eine den Knorpelfortsätzen parallele Richtung an; hier muß also die Tätigkeit des Muskels eine etwas andre sein, wahrscheinlich wird dabei der ventrale Flossenlappen auf die entsprechende Seite etwas gebogen.

Bei *Polypterus*, dessen Muskulatur ich vor derjenigen der Holostei beschreiben will, weil man in einigen Besonderheiten primitive Merkmale sehen kann, haben die Myotome der Seitenmuskeln schon eigne Insertion vermittels Fascien und nicht deutlich ausgebildete Sehnen an den Hautstrahlen bekommen (Fig. 17); dieses kann man als ersten Schritt zur Entwicklung einer großen Gruppe sekundärer Muskeln ansehen, welche bei den Teleostiern schon auf dem ersten Plan im Vergleich mit den primären hervortreten. Oberflächlich zieht zu den vorderen drei Hautstrahlen der hypochordalen Caudalis, und inseriert an ihnen vermittels dreier Sehnen ein Muskel, welcher auf der Fig. 17, *sup.* abgebildet ist, und eine Besonderheit speziell dieser Form vorstellt; über Homologie und Herkunft dieses Muskels kann ich nichts sagen — es muß seine Embryonalentwicklung untersucht werden. Zwischen den proximalen Enden der Hautstrahlen kann man schon bei Abtrennung der Haut eine Muskulatur sehen, welche wir auf Grund einer Vergleichung mit andren Fischen, für die primäre Muskulatur der hypochordalen Caudalis halten müssen. Nach Abtragung der Myotomen werden die übrigen Muskeln freigelegt, wie es auf der Fig. 18 abgebildet ist. Ein besonderer Muskel entspringt an der Basis von zwei bis drei unterer Dornfortsätzen, zieht ventral- und caudalwärts und geht in eine Sehne über, welche an den drei ersten Hautstrahlen Insertion findet (Fig. 18, *pr*).

Auch dieser Muskel stellt eine für *Polypterus* eigne Besonderheit vor — bei andren Fischen habe ich etwas direkt vergleichbares nicht

gefunden; es ist möglich, daß er aus der primären Muskelmasse heraus differenziert wurde. Von einer Reihe Wirbelzentren entspringt ein Muskel, welcher der Achse entlang nach hinten zieht und vermittels Sehnen an die letzten zwei Strahlen der hypochordalen Schwanzflosse inseriert. Dieser Muskel hat das Aussehen zweier ineinander gelegter Muskeln und stellt wahrscheinlich nur die zwei letzten Myotome vor, welche an den Flossenstrahlen Insertion bekamen und entsprechend verändert wurden, und wenn ich dies erwähne, so geschieht das nur deshalb, weil sie deutlicher als die übrigen Myotome an den Hautstrahlen inserieren und besonders weil der innere Muskel (letztes Myotom?) oder auch beide zusammen, einem besondren Muskel sehr ähnlich und wahrscheinlich auch homolog sind, welcher für alle Holostei und Teleostei außerordentlich charakteristisch ist. Ich habe ihn als »hypochordaler Längsmuskel« bezeichnet; embryonal tritt er bei den Holostei in unmittelbarem Zusammenhange mit den letzten Myotomen hervor.

Sehr wichtig ist für die Vergleichung mit andren Fischen die Muskelmasse, welche zwischen den proximalen Enden der Hautstrahlen einerseits und distalen Enden der unteren Dornfortsätze anderseits liegt (Fig. 18, *hyp*). Diese Muskulatur erscheint in Form einer ununterbrochenen Schicht, welche die unter den Myotomen frei hervorragenden Teile der Dornfortsätze bedeckt; sie entspringt von der Seitenfläche dieser Dornen und inseriert an der Innenseite der proximalen Enden der Hautstrahlen. Folglich stimmt die Lage der Muskelschicht sehr schön mit derselben in der hypochordalen Caudalis der Selachier überein, nur mit dem unwesentlichen Unterschiede, daß die Hautstrahlen bei Polypterus weiter proximalwärts bis zum Rande des Seitenmuskels reichen und die Muskelfasern ausschließlich an die Hautstrahlen und nicht mehr an die Haut selbst inserieren. Auch die Faserrichtung dieses Muskels ist derjenigen bei den Selachiern ähnlich: von den distalen Teilen der Dornfortsätze werden die Muskelfasern schräg nach oben und lateral zu den proximalen Enden der Hautstrahlen gerichtet. In der Funktion dieses Muskels ist aber eine Änderung eingetreten, welche mit der progressiven Entwicklung der Hautstrahlen und Ausbildung einer freieren Beweglichkeit derselben zusammenhängt. Schon bei den Selachiern scheint als Nebenfunktion ein Bewegen der Hornfäden, und damit ein Spannen des ventralen Flossenlappens möglich zu sein; bei *Polypterus* wird diese Funktion zur ausschließlichen, weil die Insertion an der Haut selbst verloren ging, die Strahlen aber leicht beweglich wurden und keinen fixen Punkt zum Biegen des Schwanzes selbst geben konnten.

Folglich ersehen wir in der Schwanzmuskulatur von *Polypterus* einige Merkmale einer sehr primitiven Organisation, welche eine unmittelbare Vergleichung sogar mit der Muskulatur der Selachier möglich macht, gleichzeitig aber einige Kennzeichen stärkerer Spezialisierung, welche ausschließlich dieser Form eigen sind; schließlich ist aber auch eine Differenzierung eingetreten, welche zu höheren Formen führt und eine direkte Vergleichung mit der Muskulatur der Holostei erlaubt.

Man kann aus dieser Beschreibung sehen, und aus der Vergleichung mit den Holostei wird dieses noch deutlicher hervortreten, daß die Muskulatur von *Acipenser* ein ganz besonderes Differenzierungsprodukt vorstellt — die Teilung in eine oberflächliche und eine tiefe Schicht ist in dieser Form zu den höheren Teleostomi nicht übergegangen: die Muskulatur der hypochordalen Caudalis der höheren Teleostomi ist nur von der entsprechenden Muskulatur der Selachier ableitbar und nicht von derjenigen der recenten Chondrostei.

Bei *Amia calva* und *Lepidosteus* ist die eigne Muskulatur der Schwanzflosse beinahe vollständig durch die Seitenmuskeln bedeckt worden; die Myosepten der letzten Metamere gehen unmittelbar in Sehnen über, welche an den Basen der Hautstrahlen inserieren (Fig. 23). Unter den Myotomen liegt eine ununterbrochene Muskelschicht der hypochordalen Caudalis, deren größter Teil wie bei den Selachiern auf Kosten eines aus den ventralen Myotomenden stammenden Mesenchyms aufgebaut wird. Wir haben schon im ersten Teile dieser Arbeit gesehen, daß die hypochordale Muskulatur frühzeitig in Form zweier Anlagen hervortritt: einer distalen, welche der Hauptmasse der hypochordalen Schwanzmuskulatur Ursprung gibt, und einer proximalen, welche in nahe Beziehungen zu dem hypochordalen Längsmuskel der Caudalis tritt. Der hypochordale Längsmuskel wird auf Kosten der letzten Myotome ausgebildet und stellt wahrscheinlich ein unmittelbares Umbildungsprodukt eines (oder einiger?) letzten Myotomen vor (vgl. *Polypterus*). Dieser Muskel entspringt von einigen letzten Wirbeln, zieht unter der Achse nach hinten und inseriert vermittels einer ziemlich langen Sehne an den zwei letzten (obersten) Hautstrahlen (Fig. 24, *L.M*). Da der hypochordale Längsmuskel eine phylogenetisch verhältnismäßig späte Erwerbung vorstellt, welche nur bei den höheren Teleostomi ausgebildet wird, so werden wir ihn zur Gruppe sekundärer Muskeln rechnen, welche eine so starke Entwicklung bei den Teleostiern bekommen. Die übrige Muskulatur, die embryonal in den beiden mesenchymatösen Anlagen hervortritt, stellt einen älteren Erwerb vor und ist wahrschein-

lich derjenigen der Selachier homolog. Die proximale Muskelmasse ist dem Längsmuskel angefügt (*Amia* und *Lepidosteus*, I. Teil, Taf. XVIII, Fig. 56 u. 54); die distale Masse stellt beinahe die ganze Muskulatur der hypochordalen Caudalis vor — es ist diese eine ununterbrochene Schicht von Muskelfasern, welche an der ganzen Seitenfläche der Dornfortsätze befestigt werden und distal an den Hautstrahlen vermittels fibröser Bänder inserieren, welche von der Oberfläche der Muskelschicht hervorgehen (Fig. 24). Die Funktion dieses Muskels bezeichnend, können wir ihn Musculus flexor ventralis nennen.

Es ist ziemlich schwer diese Muskulatur unmittelbar mit derselben der hypochordalen Caudalis der Selachier zu vergleichen; es scheint mir aber ganz gut möglich die Vergleichung vermittels unsrer Befunde bei *Polypterus* durchzuführen, bei welchem diese Muskulatur schon ausschließlich an den Hautstrahlen inseriert, dabei aber noch im allgemeinen die Lage und Fasernrichtung, welche für Selachier charakteristisch sind, aufbewahrt hat. Bei den Holostei sind im Vergleiche mit *Polypterus* folgende wesentliche Änderungen eingetreten — die Muskulatur ist proximalwärts zwischen dem Seitenmuskel und den Dornfortsätzen weiter eingewachsen und im Zusammenhange mit diesem ist die Richtung der Muskelfasern aus einer proximolateralen zu einer distolateralen umgeändert; außerdem ist eine proximale Muskelschicht abgesondert worden, welche an den Hautstrahlen überhaupt nicht inseriert, sekundär mit dem Längsmuskel verbunden wird (vgl. I. Teil) und offenbar sich in reduziertem Zustande befindet (beim erwachsenen *Lepidosteus* ist er überhaupt schwer nachweisbar). Beim *Polypterus* habe ich diesen proximalen Muskel nicht gefunden, ich kann aber sein Vorhandensein nicht einfach leugnen — es ist möglich, daß er im Längsmuskel erhalten ist; ebenso gut konnte ich ihn aber auch einfach übersehen haben (das zu meiner Verfügung stehende Exemplar von *Polypterus* war für Präparierung sehr schlecht erhalten).

Die beiden primären Muskeln der Holostei konnten in folgender Weise abgesondert werden. Bei selachierähnlichen Vorfahren der höheren Teleostomi erhielten nur die distalen (und dabei also oberflächlichsten, vgl. Selachier) Muskelbündel der kontinuierlichen Muskelschicht eine Insertion an den Hautstrahlen und wurden demgemäß progressiv ausgebildet und an ihre neue (bei den Selachiern nur angedeutete) Funktion angepaßt — in dieser Weise entstand der stärkste Musculus flexor ventralis. Die proximalen (und also tieferen) Muskelbündel, die nicht in Beziehung zu den Hautstrahlen getreten sind, verloren ihren Zusammenhang mit der Haut, wurden von dem Seitenmuskel völlig bedeckt und

sind in Form des schwachen und nicht direkt auf die Hautstrahlen wirkenden proximalen Muskels erhalten geblieben.

Schließlich beginnt bei den Holostei auch eine weitere Differenzierung innerhalb der primären Muskulatur. Bei *Lepidosteus* kann man im hinteren (dorsalen) Teile der Flosse ein starkes Muskelbündel sehen, welches distal weiter hervorragt und durch etwas andere Fasernrichtung gekennzeichnet wird (Fig. 24, *Itrr*). Bei *Amia* werden zwischen den letzten sieben Hautstrahlen besondere Muskeln eingeschoben, welche man der Lage nach Musculi interradiales nennen kann (vgl. I. Teil, Taf. XVIII, Fig. 56). Diese Muskeln stellen abgesonderte Portionen der distalen Muskelmasse (Flexor ventralis) vor, und müssen als erste Ausbildungsstadien des ziemlich komplizierten Systems der Musculi interradiales (plicatores) der Teleostier angesehen werden.

Ein Studium der Schwanzmuskulatur der Holostei führt uns folglich zur Erkennung einer Homologie mit derjenigen der Selachier; eine Vergleichung ist vermittels der Muskulatur von *Polypterus* leicht durchführbar. Die distale Muskelmasse — Musculus flexor ventralis der Holostei ist durch progressive Umbildung aus den distalen Muskelbündel des hypochordalen Muskels primitiver Haie ausgebildet worden, welche an der Haut im Bereiche der proximalen Enden der Hornfäden inserierten; bei Polypterus ist diese Muskulatur schon gut an die Hautstrahlen angepaßt, behält aber noch ungefähr die primäre Lage und Fasernrichtung; bei den Holostei ist sie stark weiterentwickelt und von den Seitenmuskeln bedeckt worden; es beginnen auch weitere Differenzierungen. Die proximale Muskelmasse der Holostei ist regressiv aus den proximalen (tiefen) Muskelbündel der Muskulatur der Selachier ausgebildet, welche zum Hautskelet in keinen Beziehungen standen. Eine Differenzierung in eine tiefe und superfiziale Schicht in der Weise wie dieses bei den Chondrostei stattfindet, war bei den Vorfahren der höheren Teleostomi nicht eingetreten (wenigstens haben wir keine Gründe dieses anzunehmen). Die Chondrostei scheinen eine ganz gesonderte Gruppe vorzustellen, welche einige Merkmale erworben haben, die zu höher stehenden Formen nicht übergegangen sind.

Es ist nicht die Aufgabe der vorliegenden Arbeit eine eingehende Beschreibung der Schwanzmuskulatur der Teleostier zu geben, ich habe in Aussicht dieses an andrer Stelle zu tun. Ich will hier nur zeigen, daß bei den Teleostiern in der Caudalis Muskeln vorhanden sind, die unzweifelhaft den Muskeln der Schwanzflosse der Holostei und also in letzterer Instanz auch der Muskulatur der Selachier homolog sind. Wir haben die Embryonalentwicklung der wichtigsten Muskeln im

Schwanze von *Salmo* und *Amiurus* verfolgt und konnten das Vorhandensein einer distalen und einer proximalen Anlage nachweisen, welche denen der Holostei ganz ähnlich sind; aus diesen Anlagen wird der primäre Musculus flexor ventralis ausgebildet und ein kleiner proximaler Muskel, welcher nicht mit dem Hautskelet in Verbindung tritt; außerdem ist auch ein starker Muskel vorhanden, welcher unzweifelhaft dem hypochordalen Längsmuskel entspricht (Fig. 13). Die Musculi interradiales, welche bei *Amia* nur im Beginne der Ausbildung getroffen sind, werden jetzt zu einem komplizierten System der Musculi plicatores entwickelt. Es werden bei den Teleostiern noch mehrere Muskeln sekundär auf Kosten der Stammuskulatur ausgebildet; epichordal werden zwei wichtige Muskeln — ein tiefer, welcher dem primären flexor symmetrisch angeordnet ist, der sekundäre Musculus flexor dorsalis, entwickelt, und weiter dorsal ein superfizialer Musculus flexor dorsalis superior; hypochordal entsteht ebenfalls ein ähnlicher superfizialer Musculus flexor ventralis inferior (Fig. 12, 13). Beide stärksten Muskeln, der primäre ventrale Flexor und der sekundäre dorsale Flexor, werden von dem Seitenmuskel bedeckt, in welch letzterem ebenfalls noch Merkmale weiterer Differenzierung nachweisbar sind; die Seitenmuskeln gehen in Sehnen über, welche an den Hautstrahlen inserieren, dazwischen liegen in der Mitte bei Salmo noch drei kleinere Muskeln (Fig. 12); schließlich ganz superfizial gehen die hinteren Ränder der Myotome in eine breite Sehne über, welche an den Hautstrahlen inserieren; bei *Salmo* liegt dorsal noch ein abgesonderter Muskel (Fig. 11); bei *Lucioperca* ist dieser Muskel nicht vorhanden; es sind hier aber vier andre kleine Muskeln als Differenzierungsprodukte der superfizialen Teile der hinteren Myotome zu sehen. Bei *Lucioperca* ist das Muskelsystem überhaupt noch komplizierter: von dem Musculus flexor ventralis wie auch von dem flexor dorsalis werden vordere distale Portionen in Form zweier nicht großer, symmetrisch angeordneter selbständiger Muskeln abgesondert, welche von Dornfortsätzen entspringen und an 3—5 Hautstrahlen an den Rändern der Schwanzflosse inserieren. Man kann aus dieser gedrängten Beschreibung sehen, daß die Schwanzmuskulatur der Teleostier außerordentlich kompliziert ist; in dieser Arbeit können wir nicht auf die Einzelheiten eingehen, wir können nur auf wenige Abbildungen verweisen und besonders auf folgende primäre Muskeln aufmerksam machen: Musculus flexor ventralis und Musculus proximalis als Homologa der entsprechenden Muskeln der Holostei und Musculi plicatores als progressive Differenzierungsprodukte der einfachen Musculi inter-

radiales von *Amia*; unter den sekundären Muskeln ist der hypochordale Längsmuskel wichtig als phylogenetisch ältester Vertreter dieser Muskelgruppe und Homologon des gleichnamigen Muskels der Holostei und wahrscheinlich auch der rezenten Crossopterygii.

Es ist sehr interessant, daß bei den *Gadidae* gleichzeitig mit Ausbildung einer annähernden Diphycerkie auch die Muskulatur eine symmetrische Anordnung bekommt (Hindersson 10). Auf der Fig. 14 habe ich eine Rekonstruktion der Muskulatur des Schwanzes einer jungen *Lota lota* abgebildet. Der primäre hypochordale Musculus flexor ventralis zieht in Form eines ununterbrochenen Muskelstreifens dem ventralen Flossenrande entlang; seine Muskelfasern entspringen von den Dornfortsätzen und inserieren an Hautstrahlen. Der sekundäre Musculus flexor dorsalis, welcher auch bei den übrigen Teleostiern eine große Ähnlichkeit mit dem ventralen Muskel aufweist, erhält hier genau ebenso ein Aussehen und Lage. Die primären Musculi interradiales sind ventral gut ausgebildet, aber genau ebensolche Muskeln werden auch zwischen den dorsalen Hautstrahlen eingeschoben — sie sind mit den Hautstrahlen zusammen dorsalwärts gewandert. Ventral ist ein langer (von Hindersson übersehener) hypochordaler Längsmuskel vorhanden, welcher den Dornfortsätzen entlang verläuft, und ein gleicher Muskel ist sekundär, wahrscheinlich auf Kosten der tiefen Teile der Myotome auch dorsal ausgebildet. Schließlich ist superfizial, wie ventral so auch dorsal ein ununterbrochener Muskelstreifen vorhanden, welcher dem Flossenrande entlang verläuft und wahrscheinlich ein oberflächliches Differenzierungsprodukt des ventralen und dorsalen Randes des Seitenmuskels vorstellt.

Wir müssen noch einmal erwähnen, daß in den Schwanzflossen, welche wir als gephyrocerk (im engeren Sinne) bezeichnet haben, nicht nur das Skelet, sondern auch die Muskulatur genau denselben Bau wie in den kontinuierlich mit dem Schwanze verbundenen Dorsalis und Analis erweist; es ist klar, daß diese Muskulatur mit der richtigen Schwanzmuskulatur nichts zu tun hat und eigentlich den nach hinten ausgebreiteten Dorsalis und Analis genetisch gehören. Die Schwanzflosse von *Polypterus* gehört, wie wir ebenfalls schon erwähnt haben, in ihrer dorsalen Hälfte auch genetisch zur Dorsalis; ventral hat sie aber eigenes Skelet und Muskulatur bewahrt.

Wir haben also gesehen, daß wenn das Skelet der Schwanzflosse bei primitiven Fischen von dem Skelette der übrigen Flossen sich nicht wesentlich unterscheidet und wahrscheinlich demselben homodynam ist,

so wurde die Muskulatur der Flossen in zwei Etappen und in verschiedener Weise ausgebildet; auch bei den primitivsten Formen ist die Muskulatur in der Caudalis ganz anders entwickelt (bei Cyclostomata ja sogar gar nicht vorhanden) und bleibt auch bei weitgehenden späteren Umbildungen immer ganz eigenartig.

Es wurde die Meinung ausgesprochen, daß der ventrale Lappen der heterocerken Schwanzflosse und die homocerke Flosse der Teleostier einer zweiten Analis homolog ist. Diese Meinung stammt von A. Agassiz, wurde von Dollo (95) ausgearbeitet und in letzterer Zeit auch von Whitehouse (10) angenommen. Als Urform wird dabei *Pleuracanthus* angenommen, dessen zweite Analis sich mit der diphycerken Schwanzflosse zur Bildung der heterocerken Flosse vereinigt haben soll. Ich muß hier darauf aufmerksam machen, daß wir bei keinem anderen Fische eine zweite Analis kennen und daß auch bei *Pleurocanthus* selbst das Vorhandensein einer solchen Flosse in Abrede gestellt wurde — O. Jaekel (06) meint, es sei diese nur ein spezialisierter vorderer Abschnitt der Caudalis. Ob wir O. Jaekels Deutung annehmen oder nicht, so ist es doch klar, daß die in Frage stehende Flosse ein sehr spezialisiertes Gebilde vorstellt (ja das Skelet derselben wird sogar als Beispiel starker Veränderungen vielfach angeführt); man kann deshalb nicht behaupten, daß, wenn das Vorhandensein beider Afterflossen richtig bestätigt wird, sie nicht Resultat einer sekundären Teilung vorstellen. Unabhängig von diesem müssen wir aber besonders betonen, daß diese Theorie überhaupt morphologisch nicht begründet ist; sie ist ja nur auf Grund einer allgemeinen Ähnlichkeit der Form des ventralen Lappens eines heterocerken Schwanzes mit einer einzelnen Flosse aufgestellt worden. Das Skelet des ventralen Lappens einer beliebigen heterocerken Schwanzflosse ist am wenigsten dem Skelette einer anderen Flosse (inkl. Analis) ähnlich, und wir mußten viele Tatsachen in Acht nehmen, um die Homodynamie wahrscheinlich zu machen; das Skelet aber der Schwanzflosse der höheren Teleostomi kann überhaupt nicht mit dem Skelette übriger Flossen verglichen werden — wir mußten eine volle Reduktion des primären Skelettes annehmen. Wenn wir aber die Muskulatur in Betracht ziehen, so wird der erwähnten Theorie der Boden völlig entzogen. Die Muskulatur der ganzen hypochordalen Schwanzflosse der Selachier und Chondrostei (welche aus der zweiten Analis und der primitiven Caudalis bestehen soll) stellt eine morphologische Einheit vor — sie wird als kontinuierliche Mesenchymschicht angelegt und erscheint beim erwachsenen Tiere als eine ununterbrochene Muskelschicht. Diese Muskulatur wird aber in ganz andrer Weise

angelegt als die Muskeln der übrigen unpaaren Flossen (hierzu müßte doch auch die zweite Analis gerechnet werden) und bekommt auch bei allen Fischen ganz andre Ausbildung.

Es ist klar, daß für eine Homologisierung des ventralen Lappens der Schwanzflosse mit irgend einer Analis wir gar keine Anhaltspunkte finden können. Die Formveränderungen, welche von der protocerken Schwanzform zur heterocerken führten, sind deutlich genug durch progressive Wachstumsprozesse innerhalb der hypochordalen Caudalis selbst erklärbar.

### III. Die unpaare Flosse der Dipnoer.

Das Skelet der unpaaren Flosse der Dipnoer nimmt eine ganz gesonderte Stellung ein, es ist mit dem Skelette keines andren rezenten Fisches unmittelbar vergleichbar. Die Forscher, welche dieses Skelet untersucht haben kamen zu verschiedensten Resultaten. Günther (72) gibt bei Beschreibung des *Ceratodus* folgende Bezeichnungen der drei Glieder des unpaaren an Wirbelbögen sitzenden Fortsatzes an: das proximale Glied deutet er als Dornfortsatz und die weiteren zwei distalen als Flossenträger; die einzelnen Glieder sind nicht überall gleichmäßig entwickelt — vorne sitzt nur je ein kleines proximales Glied auf den Dornfortsätzen, hinten bildet der Dornfortsatz ein kontinuierliches Ganzes mit den entsprechenden Neuralbögen und verschwindet schließlich. Thacher (77) tritt dieser Deutung der gliedrigen Fortsätze entgegen und meint daß »They are simply elongated neural spines and are not primordial fin-rays in any homological sense.« (p. 292). Balfour und W. Parker (82) ziehen aus der Ähnlichkeit in der Lage dieser unpaaren Skeletstützen mit den »interspinalien« des *Lepidosteus* den Schluß, sie seien den genetisch unabhängigen, aber sekundär an die Neural- und Hämalbögen angegliederten Flossenträgern homolog. Da bei allen Fischen der ventrale Schwanzlappen durch Dornfortsätze, bei Dipnoern aber durch ebensolche »interspinalia« wie die übrigen Flossen gestützt wird, so kommen die genannten Forscher zum Schlusse, daß das Schwanzende bei den Dipnoern atrophiert ist, ähnlich wie das bei einigen Teleostiern (z. B. beim Aale) geschehen ist. Folglich ist die Diphycerkie des Schwanzes der Dipnoer sekundär erworben — die Schwanzflosse ist durch Vereinigung der am Ende des Körpers zusammengetroffenen Dorsalis und Analis gebildet. Gegenbaur (98) hält umgekehrt diese Diphycerkie und überhaupt die Beziehungen des Skelettes der unpaaren Flossen der Dipnoi für besonders primitiv, da bei diesen Fischen noch der primäre Zusammenhang der

Flossenträger mit dem Achsenskelette erhalten ist[1]. Diesen Standpunkt vertritt auch H. Braus (04 a). Dollo (95) nimmt mit Balfour und Parker eine Reduktion des Schwanzendes bei den Dipnoern an, und hält folglich auch die Diphycerkie derselben für sekundär (»Gephyrocerkie«). Ebenso zweifelt auch Bridge (10) an der Primitivheit dieser Diphycerkie.

Die Meinungsverschiedenheiten sind, wie wir sehen können, sehr groß. Wir müssen die Tatsachen etwas näher in Betracht ziehen. Die Stützelemente der unpaaren Flosse der Dipnoer sind streng metamer angeordnet und sitzen unmittelbar an den Neuralbögen. Die Ähnlichkeit in der Lage mit den unpaaren Knochenstäben des *Lepidosteus*, welche der Homologisierung von Balfour and Parker zugrunde liegt, bekommt eine ganz andere Beleuchtung, wenn wir die Auffassung annehmen, welche in dieser Arbeit durchgeführt wurde, daß nämlich auch die in Rede stehenden Elemente des Lepidosteus nichts mit Flossenträgern zu tun haben und dem Achsenskelette zugehörige Gebilde vorstellen. Die Lage unmittelbar auf den Wirbelbögen und die streng metamere Anordnung zeigen, daß wir in der Tat richtige Dornfortsätze vor uns haben.

Ontogenetisch werden sie bei *Lepidosiren* und *Protopterus* in unmittelbarem Zusammenhange mit den Neuralbögen angelegt, wie daß Kerr brieflich an Braus (04, a) mitgeteilt hat und wie es aus den »Normentafeln« für *Lepidosiren* und *Protopterus* (Kerr 09, p. 18 und p. 24) zu sehen ist; es sind gar keine Anlagen eines von der Wirbelsäule unabhängigen Skelettes vorhanden.

Es scheint mir, daß diese Tatsachen der Embryonalentwicklung keinen Zweifel mehr über die Bedeutung der in Rede stehenden Gebilde lassen. Das Skelet der unpaaren Flosse der Dipnoi ist ausschließlich durch verlängerte und gegliederte Dornfortsätze gebildet. Hiermit kommen wir aber zum unvermeidlichen Schlusse, daß das Skelet der unpaaren Flosse der Dipnoer als Abgliederungsprodukt vom Achsenskelette dem von der Wirbelsäule unabhängigen Skelette der unpaaren Rücken- und Afterflossen der übrigen Fische nicht homolog sein kann. Es ist interessant, diese Folgerung durch die Vergleichung der entsprechenden Muskulatur nachzuprüfen.

[1] In Gegenbaurs »Vergleichender Anatomie d. W.« ist die Fig. 143 aus Versehen dem *Ceratodus* (nach Günther) zugeschrieben, sie bezieht sich tatsächlich auf *Pleuracanthus* und ist A. Fritsch (Fauna der Gaskohle) entnommen; leider ist dieser Fehler auch in andre Lehrbücher übergegangen.

Ich habe die Muskulatur der unpaaren Flossen von *Protopterus annectens* untersucht; die allgemeine Anordnung derselben im Schwanzgebiete ist auf der Fig. 15 wiedergegeben. Diese Muskulatur besitzt in der ganzen Ausdehnung der unpaaren Flosse einen und denselben Bau; dorsal zieht sie als eine kontinuierliche Muskelschicht bis zum Ende des Schwanzes und ebenso eine Muskulatur ist auch ventral vorhanden. Man könnte an eine Gephyrocerkie denken; es ist die Muskelschicht aber ununterbrochen, sie ist nicht in bestimmte dem Skelette entsprechende Segmente geteilt, die Muskulatur ist in eine große Anzahl Muskelbündel geteilt, 3—4 pro Metamer, welche nicht einmal mit der Zahl der Hautstrahlen übereinstimmt; einem jeden Muskelbündel entsprechen gewöhnlich ein bis zwei Hautstrahlen. Die Muskelbündel sind nicht gleichwertig — es sind dazwischen dickere und dünnere, oftmals auch unvollkommen geteilte vorhanden. Es bestehen ebenfalls auch keine bestimmten Beziehungen zwischen dem inneren Skelette (Dornfortsätzen) und den Hautstrahlen, deren Anzahl beträchtlich höher ist — etwa fünf Strahlen pro Metamer; außerdem trifft man zwischen den längeren Hautstrahlen, an welchen die Muskelbündel inserieren, noch kürzere Strahlen eingeschoben, welche die Muskulatur nicht erreichen. Die Muskulatur der unpaaren Flossen von *Protopterus* ist vollkommen gleichartig; wenn sie auch in Muskelbündel geteilt ist, so sind diese letzteren doch gleichwertig — eine bestimmte Differenzierung in funktional verschiedenwertige Schichten und Muskeln ist nicht eingetreten. Proximal entspringen die Muskelfasern von einer starken Fascie, welche diese Muskulatur von dem Seitenmuskel teilt und einerseits an Dornfortsätzen, anderseits an der Haut befestigt wird; distal inserieren sie an den proximalen Enden der Hautstrahlen.

Aus dieser Beschreibung tritt es klar hervor, daß die Muskulatur der unpaaren Flosse der Dipnoer ganz eigenartig gebaut ist; am wenigsten ist sie mit der Muskulatur der Dorsalis und Analis übriger Fische vergleichbar. Die Abwesenheit einer bestimmten Segmentation und bestimmter Beziehungen zum Skelette, sind die wesentlichsten Scheidungspunkte beim Vergleiche mit den genannten Flossen. Diese Besonderheiten sind aber der Dipnoerflosse mit der Muskulatur der hypochordalen Caudalis aller Fische gemein. Äußerlich ist die Muskulatur der Caudalis der Selachier am meisten ähnlich (vgl. Fig. 15 und Fig. 16), aber auch die primäre Muskelmasse in der ventralen Schwanzflossenhälfte des *Polypterus* kann damit verglichen werden. Ein wichtiger Unterschied besteht aber in dem Vorhandensein einer ganz ähnlichen Muskulatur auch epichordal. In diesem

besitzen wir aber eine interessante Analogie bei den Teleostiern — wir haben gesehen, daß hier dorsal annähernd symmetrisch angeordnete sekundäre Muskeln ausgebildet werden; besonders demonstrativ sind aber die Schwanzflossen der *Gadidae*, bei welchen der Symmetrie des Skelettes entsprechend auch eine vollkommene Symmetrie in der Muskelanordnung erworben wurde (Fig. 14); die Muskulatur der *Gadidae* errinnert ebenfalls an diejenige der Dipnoer, sie ist aber viel höher differenziert. Dieses sind Analogieen, sie zeigen aber ganz deutlich, daß bei Ausbildung einer sekundären Symmetrie im Skelette auch die Muskulatur eine symmetrische Anordnung bekommt.

---

Das gesagte macht wahrscheinlich, daß die Muskulatur der Dipnoerflosse nicht derjenigen der Dorsalis und Analis homolog ist (und also ganz gewiß auch nicht in Form von Muskelknospen angelegt wird), sondern nur mit der Muskulatur der hypochordalen Caudalis niederer Fische vergleichbar ist; ebenso wie diese Muskulatur stellt sie wahrscheinlich ein phylogenetisch jüngeres Gebilde vor, welches auf Kosten der Stammuskeln ausgebildet wurde; mit Ausbildung einer Symmetrie der Schwanzflosse wurde wahrscheinlich auch epichordal eine ähnliche Muskulatur sekundär entwickelt. Da die ganze Muskulatur der unpaaren Flosse der Dipnoer ein untrennbares Ganzes vorstellt, so muß auch diese Flosse als eine morphologische Einheit betrachtet werden, da wir aber diese Muskulatur eben als zur Schwanzflosse gehörig anerkannt haben, so müssen wir die ganze Dipnoerflosse als eine nach vorn ausgebreitete Schwanzflosse betrachten. Das Skelet dieser Flosse besteht aus Dornfortsätzen; wir haben aber gesehen, daß bei allen höheren Teleostomi ebenfalls in der Schwanzflosse nichts außer richtigen Dornfortsätzen nachweisbar ist. Das nach einem Plane aufgebaute Skelet der unpaaren Flosse der Dipnoer beweist die Zugehörigkeit zu einer morphologischen Einheit; die Beziehungen aber zum Achsenskelette lassen in ihr eine Schwanzflosse ersehen. Wir kommen also durch die Untersuchung der Muskulatur und des Skelettes der Pinna der Dipnoer zu einem und demselben Schlusse: es ist die Flosse derselben eine nach vorne ausgebreitete Schwanzflosse, deren Skelet wie auch bei allen höheren Teleostomi ausschließlich durch Dornfortsätze (natürlich sekundär) gebildet ist.

Wir wollen jetzt noch einmal nachprüfen ob dieser Deutung nicht Tatsachen der Embryonalentwicklung und Palaeontologie entgegenstehen.

Die Ontogenese zeigt, daß die kontinuierliche unpaare Flossen-

falte der Dipnoerlarven unmittelbar ohne merkbare Umbildungsprozesse, wie örtliche Reduktion und Progressierung, in die definitive Flosse übergeht (außer dem vorderen Teile derselben, welcher verschwindet). Wir wissen aber anderseits, daß in Fällen eines unzweifelhaft sekundären Ausbreitens der einzelnen Flossen bei Teleostiern in eine kontinuierliche (wie bei aalähnlichen Fischen), die Ontogenese uns gar keine Spuren einer primären Teilung in die einzelnen Flossen erhalten hat; wie starke Verschiebungen, Rückbildungen und Ausbreitungen der einzelnen Flossen wir auch für die Vorfahren einer Form annehmen müssen, können wir ontogenetisch immer nur eine kontinuirliche Flossenfalte nachweisen, aus welcher unmittelbar die definitiven Flossen ausgebildet werden. Wir müssen aber auch die Reduktion der Dorsalis und Analis bei den Vorfahren der Dipnoer nicht in der Weise uns vorstellen, daß sie zu einer Form ohne Flossen geführt hat — solche Annahme würde äußerst unwahrscheinlich sein. Diese Rückbildung müßte ähnlich wie der analoge Prozeß in der Schwanzflosse der *Apoda* im Wege eines allmählichen Ersetzens zustande kommen, nur in einer entgegengesetzten Richtung; bei den *Apoda* wurden die Dorsalis und Analis nach hinten ausgebreitet, trafen mit der Schwanzflosse zusammen und ersetzten allmählich die letztere; bei den Dipnoi wurde die Caudalis immer weiter nach vorne ausgebreitet und hat gleichzeitig allmählich die in Rückbildung begriffene Dorsalis und Analis ersetzt. In diesem Falle war selbstverständlich niemals eine flossenlose Form vorhanden; desto weniger konnte aber eine Form vorhanden sein, welche der kontinuierlichen Flossenfalte embryonal entbehrte; diese letztere hat wie auch bei allen Teleostomi gar keine, auch partielle Reduktion erlitten. Bei allen Umbildungen, Rückbildungen und Skeletersetzungen bleibt die embryonale Flossenfalte immer unberührt erhalten; es wäre unwahrscheinlich andres bei den Dipnoern zu erwarten.

Es ist klar, daß die hier durchgeführte Auffassung des Skelettes der unpaaren Flosse der Dipnoi fundamental von den Ansichten Balfour und Parkers und Dollos abweichen, welche ebenfalls die Diphycerkie dieser Fische als sekundär betrachten; die genannten Verfasser vergleichen diese Flossen mit denen von *Fierasfer* und deuten sie als zusammengetroffene Dorsalis und Analis (Gephyrocerkie) mit ihren vom Achsenskelette unabhängigen Flossenträgern. Wir haben gesehen, daß diese Auffassung nicht mehr haltbar ist, seitdem wir wissen, daß die unpaaren Flossen der Dipnoer durch richtige Dornfortsätze gestützt werden; weder das Skelet noch die Muskulatur sind den entsprechenden Teilen der Dorsalis und Analis der übrigen Fische homolog.

Zu diesen Schlußfolgerungen hat uns eine Zusammenstellung anatomischer Tatsachen mit den etwas dürftigen Angaben über die Ontogenese der Dipnoi gebracht; es ist wichtig wegen der isolierten Stellung der Dipnoer, welche eine direkte Vergleichung mit andren Fischen erschwert, unsere Auffassung auch palaeontologisch nachzuprüfen. Hier stoßen wir aber ebenfalls auf Schwierigkeiten, welche mit der Unvollständigkeit unserer Kenntnisse besonders über das innere Skelet der fossilen Dipnoer verknüpft sind.

Alle ältesten pelaeozoischen Formen, welche den Dipnoern zugerechnet werden und die Familie *Dipteridae* zusammensetzen, besitzen einzelne unpaare Flossen in ganz bestimmter Anordnung (zwei weit hinten liegende Dorsales und eine Analis) und einen heterocerken Schwanz. Eine kontinuierliche Flosse erscheint zum ersten Mal nur innerhalb einer kleinen Familie der *Phaneropleuridae*. Zwischen den palaeozoischen Dipnoern sind Formen mit heterocerken und diphycerken Schwanzflossen bekannt, während alle rezenten Arten nur diphycerke Schwänze besitzen. Das bekannteste und gleichzeitig auch älteste Genus, *Dipterus* aus dem »Old red« besitzt einen deutlich heterocerken Schwanz, zwei weit nach hinten liegende Rückenflossen und eine Afterflosse. *Dipterus Valenciennesi*, welchen Dollo (95) für den ältesten Dipnoer hält, wird schon in den untersten Teilen des Unterdevon gefunden. *Phaneropleuron*, die älteste Form welche einen diphycerken Schwanz, aber noch eine schmale Analis dicht vor der Caudalis besitzt, wird in den obersten Schichten des Oberdevon getroffen. Eine kontinuierliche Flosse scheint *Uronemus* zu besitzen, bei welchem die Analis verloren gegangen ist; die Dorsalis soll sich isoliert erheben, mit der Caudalis aber verbunden sein; diese Form ist aus dem Unterkarbon bekannt. Eine kontinuierliche Flosse und diphycerke Schwanzform ist auch für die *Ctenodontidae* charakteristisch; diese Familie wird im Karbon und Perm gefunden; die Verwandtschaft mit den *Dipteridae* wird durch beträchtliche Ähnlichkeit in der Anordnung der Schädelknochen dokumentiert (S. Woodward 91, p. 253); anderseits führt diese Familie zu den *Ceratodontidae* über (die Jugularplatten fehlen) — besonders sind die Zähne des *Sagenodus* denen der rezenten Dipnoer ähnlich. Also ist es gerade die älteste Familie, die der Dipteridae mit ihren einzelnen Flossen und heterocerkalem Schwanze, welche vermittels der *Ctenodontidae* genetisch mit den rezenten Dipnoern verbunden sind; die *Phaneropleuridae* scheinen einen in mancher Hinsicht primitiven Seitenzweig vorzustellen. Daß die kontinuierliche Flosse und der diphycerke Schwanz in der Reihe der Dipnoer sekundär erworben ist, tritt

ziemlich klar hervor; es bleibt noch die Frage übrig, in welcher Weise dieses geschehen ist. Eine Reduktion der Analis ist bei den Dipteridae wenigstens wahrscheinlich; anders steht die Sache mit den Dorsales und besonders mit der zweiten Rückenflosse: diese letztere soll nach Dollo (95) sogar progressiv ausgebildet werden und erreicht bei *Scaumenacia* die Schwanzflosse. Wenn diese Formenreihe richtig ist, so widerspricht das aber auch unsrer Auffassung in keinem Falle — ein Zusammentreffen beider Flossen und danachfolgende Ersetzung der Bestandteile der Dorsalis (Flossenträger und Muskeln) durch die Caudalis (Dornfortsätze und unsegmentierte Muskulatur) in caudokranialer Richtung ist sehr gut annehmbar. Es ist so eine Ersetzung auch physiologisch leicht begreifbar: durch die von hinten fortwährend hinzutretenden Dornfortsätze bekommt die Flosse eine viel stärkere Stütze (am Achsenskelette), als es die frei liegenden Flossenträger hervorbringen könnten. Bei dem rezenten *Ceratodus* ist diese Schwanzflosse hauptsächlich auf die Schwanzgegend beschränkt und nur bei *Protopterus* ist sie bedeutend auf den Rumpf vorgeschoben. Also widerspricht von dieser Seite unsrer Auffassung ebenfalls keine mir bekannte Tatsache.

Wir können aber noch einige Tatsachen der Palaeontologie zur Stütze unsrer Deutungen anführen.

Die palaeozoischen Dipnoer schließen wie bekannt sehr dicht an die palaeozoischen Crossopterygier an — die Vertreter dieser Gruppen werden hauptsächlich nur durch die Zähne geschieden; dabei sind aber bei einigen Dipnoern nur Anfangsstadien einer Verschmelzung kleiner konischer Zähne vorhanden. Es ist unzweifelbar, daß die Crossopterygier und Dipnoer noch im Devon in naher Verwandtschaft zu einander stehen, die großen Verschiedenheiten, welche die rezenten Vertreter dieser Gruppen voneinander scheiden, wurden nur allmählich ausgebildet.

Auch bei den Crossopterygiern trifft man Formen mit symmetrischem Schwanze, wie z. B. *Glyptopomus Kinnairdi* aus dem Oberdevon, aber auch hier sind die ältesten Schwanzformen deutlich heterocerk (*Osteolepis*, *Thursius*), was wahrscheinlich macht, daß diese Symmetrie ebenfalls sekundär ist. Es scheinen auch schon Formen mit gephyrocerkaler Schwanzform vorhanden zu sein, wie möglicherweise *Tarrasius problematicus* aus dem unteren Karbon, bei welchem eine kontinuierliche Flosse vorhanden ist, deren Flossenträger zahlreicher als die Bögen der Wirbelsäule sind (S. Woodward, S. 317), was uns dazu zwingt, in ihnen unabhängige Flossenträger der Dorsalis und Analis anzuerkennen.

Für uns ist aber besonders die Familie der *Rhizodontidae* interessant, weil innerhalb derselben der Übergang zur sekundären Symmetrie der Schwanzflosse außerordentlich deutlich ausgesprochen ist. Hier sind zwei sehr nahe stehende Formen besonders wichtig: *Tristichopterus alatus* mit einem heterocerken Schwanze aus dem Unterdevon, und *Eusthenopteron foordi* mit einem diphycerken Schwanze aus dem Oberdevon. Wie man auf der Textfig. 10, S. 68 sehen kann, unterscheidet sich die Schwanzflosse von *Tristichopterus* merkbar von den scharf heterocerken Schwanzflossen des *Osteolepis* und *Holoptychius*; es ist klar, daß sie durch ein progressives Wachstum der epichordalen Abteilung, und besonders der vorderen Strahlen derselben wie auch der vorderen Strahlen der hypochordalen Abteilung aus einem gewöhnlichen heterocerken Schwanze entstanden ist. Noch stärker ist der epichordale Schwanzlappen bei *Eusthenopteron* ausgebildet, wo er dieselbe Form und Größe wie der hypochordale Lappen erreicht hat und damit der Schwanz wenigstens äußerlich vollkommen symmetrisch erscheint (Textfig. 11, S. 68); infolge starker Entwicklung der vorderen Strahlen wie epichordal so auch hypochordal, und gleichzeitiger Erhaltung des früheren Schwanzendes mit der Achse, welche durch die progressive Ausbildung der epichordalen Flosse zur Mittellinie heruntergedrängt wird, bekommt die gesammte Schwanzflosse eine sehr charakteristische dreilappige Gestalt. Ein glücklicher Zufall hat in sehr schönem Zustande das Skelet der Schwanzgegend von *Eusthenopteron foordi* erhalten; auf der Textfig. 11, S. 68 kann man deutlich sehen, daß die Schwanzflosse, ebenso wie bei den meisten höheren Teleostomi, ausschließlich durch Dornfortsätze gestützt wird, welche epichordal nur im Beginne einer progressiven Entwicklung sich befinden, hypochordal aber nicht nur stark ausgebildet, sondern auch abgegliedert sind. Das Vorhandensein eines nicht symmetrisch angeordneten Skelettes in einer äußerlich symmetrischen Flosse beweist aber auch an und für sich, daß wir einen Übergang von der Asymetrie zur Symmetrie vor Augen haben und nicht umgekehrt: eine Umbildung der Flossenform ist durch die Funktion bedingt und kann nur mit der Änderung der Widerstandsfläche, also von außen beginnen; der Umstand, daß gerade in der hypochordalen Abteilung das Skelet stärker ist, beweist, daß die asymmetrische Urform eben heterocerk war.

Bei *Eusthenopteron* ist die äußerliche Symmetrie nicht vermittels Reduktion des ursprünglichen Schwanzendes und progressive Entwicklung des ventralen Schwanzlappens erzielt, welch letzterer eine endständige Lage bekommt, wie es bei den Teleostiern stattfand, sondern

vermittels progressiver Ausbildung des epichordalen Lappens bis zur Größe des hypochordalen. Nach Erreichung einer äußerlichen Symmetrie ist auch schon der Weg zur Ausbildung einer inneren Symmetrie angedeutet, aber nicht durch Reduktion des Schwanzendes wie bei *Gadidae* oder *Apoda*, sondern durch progressive Entwicklung der oberen Dornfortsätze und Ablenkung zurück zur Mittellinie des im heterocerken Schwanze nach oben umgebogenen Teiles der Chorda, welche jetzt wieder ihren Platz in der Mitte der Flosse findet. Bei *Eusthenopteron* sind besonders stark die vorderen Strahlen der Schwanzflosse ausgebildet, also sind progressive Entwicklungsprozesse hauptsächlich am vorderen Rande der Flosse lokalisiert; dieses ist eine der wichtigsten Bedingungen, welche eine progressive Ausbreitung der Schwanzflosse nach vorne möglich macht. Bridge (10) macht auf den Schwanz der fossilen *Coelacanthidae* aufmerksam und meint, daß hier eben deutlich die Reduktion der echten Schwanzflosse und die Ersetzung derselben durch die zusammentreffenden hinteren Portionen der Dorsalis und Analis zu sehen ist. Abgesehen davon, daß eine Ablösung der hinteren Teile der letzten Flossen nicht nachgewiesen ist, müssen wir bemerken, daß die Unterschiede zwischen den Skeletten der Dorsalis und Analis einerseits und dem Skelette der Schwanzflosse anderseits so beträchtlich sind, daß solch eine Annahme ganz unwahrscheinlich erscheint. Daß die sogenannte Pinselflosse in Reduktion begriffen ist, kann keinem Zweifel unterliegen; es ist aber ebenfalls unzweifelhaft, daß der progressive Teil der Schwanzflosse nicht auf Kosten der Rücken- und Afterflossen ausgebildet wurde, sondern ein Produkt einer sekundären Ausbreitung der Schwanzflosse selbst vorstellt; diese Flosse wird nicht durch vom Achsenskelette unabhängige Flossenträger, sondern durch echte progressiv entwickelte Dornfortsätze gestützt. Die Schwanzflosse der *Coelacanthidae* ist derselben der *Rhizodontidae* sehr ähnlich, wir können sie nur als ein weiteres Umbildungsprodukt in derselben Richtung ansehen — Ausbildung einer vollkommenen Symmetrie und progressives Wachstum der Dornfortsätze, welche auch dorsal eine Abgliederung erworben haben, zeichnen das Skelet dieser Flosse aus (Textfig. 12, S. 68). Die *Coelacanthidae* treten zum ersten Male im Karbon auf. Bei *Coelacanthus elegans* aus dem Unterkarbon, mit einem schlanken Körper und hervortretender Pinselflosse, besteht der Hauptteil der Schwanzflosse aus 12—14 Hautstrahlen (S. Woodward 91); *Coelacanthus tingleyensis* aus dem mittleren Karbon besitzt 18—20 Hautstrahlen; *Coelacanthus granulatus* aus dem oberen Perm etwa 20 Strahlen oben und unten.

*Undina gulo* und *barroviensis* aus dem unteren Jura besitzt noch eine starke Pinselflosse und etwa 16—18 starke Strahlen jederseits an der Hauptschwanzflosse; der Körper dieser Form ist ziemlich kurz; die im allgemeinen ähnliche *Undina penicillata* aus dem Obermalm trägt 18—20 Hautstrahlen. *Heptanema* aus dem oberen Keuper und dem Jura besitzt nur eine rudimentäre Pinselflosse, und endlich die ganz ähnliche *Macropoma* aus der Kreide besitzt wahrscheinlich keine Pinselflosse mehr (die Zahl der Strahlen beträgt ebenfalls 18—20). In der Reihe der *Coelacanthidae* können wir folglich noch eine Vermehrung der Zahl der Hautstrahlen im Hauptteile der Schwanzflosse nachweisen und besonders eine Reduktion der Pinselflosse. »Die äußere Flosse beginnt mit 3 oder 4 Fulcralstrahlen, die mit ihren, ihnen entsprechenden Interspinalien nicht zusammenhängen, da die oberen Endigungen der letzteren und die unteren der ersteren nach entgegengesetzter Richtung sich verkürzt haben« (O. Reiss[1], S. 80). Diese Verkürzung steht aber nicht gut mit der unzweifelhaften progressiven Entwicklung der Schwanzflosse im Einklange. Es scheint mir, daß gerade diese Tatsache zu Gunsten meiner Auffassung spricht; wenn zur Schwanzflosse Elemente der Rückenflosse hinzugefügt wären, so müßten die Hautstrahlen doch ihren Zusammenhang mit den Flossenträgern beibehalten, und sich nicht von ihnen abtrennen um später wieder mit denselben Trägern in Verbindung zu treten. Gleichzeitig mit der Vergrößerung der Zahl der Hautstrahlen der Schwanzflosse, findet also eine progressive Ausbildung der Dornfortsätze in dieser Gegend in kaudokranialer Richtung statt, bis diese letzteren die Oberfläche erreichen und den Hautstrahlen eine Stütze bieten können; einige vordere Dornfortsätze haben ihre maximale Länge noch nicht erreicht und sind mit den entsprechenden Hautstrahlen noch nicht in Verbindung getreten. Bei den *Coelacanthidae* sind die Dornfortsätze im Bereiche der Schwanzflosse abgegliedert, nicht nur ventral, wie bei *Eusthenopteron*, sondern auch dorsal.

Was die Bedeutung der Pinselflosse anbelangt, so scheint es mir, daß sie vollkommen dem mittleren Schwanzlappen des *Eusthenopteron* entspricht und daß folglich die sekundäre Symmetrie genau in derselben Weise ausgebildet wurde. Die Pinselflosse stellt demgemäß nicht ein Rudiment der ganzen Caudalis vor, sondern nur des Endabschnittes des früher heterocerken Schwanzes; die Reduktion derselben ist durch progressive Entwicklung des epichordalen Schwanzlappens bedingt,

[1] O. Reiss, Die Coelacanthinen. Palaeontographica XXXI. 1888.

welcher symmetrisch dem ventralen Lappen und also in einiger Entfernung vom Schwanzende angeordnet wird. Das primäre Schwanzende wird von einer dorsalen Lage im heterocerken Schwanze, zurück zur Mittellinie heruntergedrückt; hierdurch wird es aber auch von seiner Funktion abgedrängt und infolgedessen reduziert (die Schwanzflosse wird mit Vorteil nach der Breite und nur mit Schaden in der Länge vergrößert! Strasser 82).

Wir sind zum Schlusse gekommen, daß bei den *Coelacanthidae* der Übergang zur sekundären Symmetrie infolge einer progressiven Ausbildung des epichordalen Schwanzlappens zustande kommt, welcher durch ebenfalls progressiv sich entwickelnde Dornfortsätze gestützt wird, bis dieser Lappen der hypochordalen Abteilung, welche ebenso durch Dornfortsätze gestützt wird, ganz ähnlich erscheint. Besonders stark progressiert der vordere Rand beider Abteilungen — hier erreicht das äußere wie auch das innere Skelet die stärkste Ausbildung. Gleichzeitig mit progressiver Entwicklung des Schwanzskelettes, erleidet das Skelet der Dorsalis und Analis unzweifelhafte Rückbildung, die vordere Dorsalis von *Undina* wird durch ein plattes Knochenstück, die hintere Dorsalis, wie auch die Analis, durch einen gabligen Knochen gestützt (Textfig. 12, S. 68).

Es erschien also möglich bei den nächsten Verwandten der Dipnoer, eben bei den fossilen Crossopterygiern, Entwicklungsprozesse zu verfolgen, welche denen von uns für Dipnoer angenommenen vollkommen analog sind. Der Ausbildungsgang einer sekundären Symmetrie der Caudalis wurde durch ziemlich klare Beispiele illustriert. Bei den Dipnoern mußte aber dieser Prozess weiter gegangen sein — die Schwanzflosse wurde progressiv weiterentwickelt und nach vorne ausgebreitet; gleichzeitig damit mußten die richtigen Dorsales und Anales allmählich verschwinden. Die Dornfortsätze, welche die Schwanzflosse stützen, wurden kaudokranialwärts weiter entwickelt und dorsal bis in der Rumpfregion selbst ausgebildet; gleichzeitig wurden sie auch noch stärker gegliedert. Die Hautstrahlen stimmten nicht mit den Dornfortsätzen überein, wie bei *Undina*, sondern übertrafen deren Zahl beträchtlich wie bei *Eusthenopteron*.

Die Ausbildung sekundärer Symmetrie bei den Dipnoern und einigen Crossopterygiern stellt nur eine Analogie dar, und kann für sich selbst natürlich nichts beweisen; es wurde aber gezeigt, daß solch ein Prozeß nicht nur möglich war, sondern in einigen Fällen auch Platz fand; zweitens macht die Ähnlichkeit der Anfangszustände (heterocerker Schwanz), und der Endresultate (diphycerker Schwanz) wahrscheinlich,

daß beide auch ähnliche Zwischenetappen durchlaufen haben, und daß also die Symmetrie vermittels progressiver Ausbildung der epichordalen Abteilung und gleichzeitigem Ausbiegen der Achse von oben zurück zur Mittellinie erzielt wurde.

Wir können aber außerdem auch noch einen direkten Beweis anführen. In den meisten Fällen ist vom Skelette fossiler Dipnoer nichts erhalten geblieben; ein glücklicher Zufall hat aber das Skelet eines *Ctenodus tardus* Fr. in ziemlich gutem Zustande erhalten; auf der Textfig. 4 habe ich die Schwanzgegend widergegeben. Die *Ctenodontidae* besitzen eine kontinuierliche Flosse und diphycerken Schwanz, und nehmen eine Zwischenstellung zwischen den *Dipteridae* einerseits und *Ceratodontidae* anderseits ein, worüber ich schon gesprochen habe; ein Blick auf die Textfig. 4 zeigt aber, daß die Symmetrie der Schwanzflosse nur eine äußere ist, im Skelette ist die Symmetrie noch nicht erzielt. Dorsal wird die Flosse von *Ctenodus* durch einfache, kaum ausgebildete, noch nicht abgegliederte Dornfortsätze gestützt (nur vom dreißigsten Wirbel an, also in der Schwanzgegend und auf etwa den zwei letzten Rumpfwirbeln); ventral sind die Dornfortsätze sehr stark entwickelt und deutlich abgegliedert (Fritsch bezeichnet sie als »Stützstrahlen«). Dieses Skelet ist dem Schwanzskelette von *Eusthenopteron* vollkommen ähnlich, es ist nur nicht so stark zusammengedrängt. Die starke Ausbildung des Skelettes der hypochordalen Abteilung zeigt, daß diese Flosse eine modifizierte heterocerke Schwanzflosse ist, welche eine äußerliche (funktionale) Symmetrie schon erworben hat und auf dem Wege zur Ausbildung einer innerlichen Symmetrie steht. Eine stärkere Entwicklung der dorsalen Dornen und weitere Gliederung müssen sie zur Schwanzflosse rezenter Dipnoer bringen Diese Flosse nimmt die ganze Schwanzgegend ein, es sind keine Spuren einer Afterflosse mit eignem Skelette vorhanden; dorsal ragt der Flossenlappen auch etwas in die Rumpfgegend hinein, aber nur auf einer ganz kurzen Strecke. Im hinteren Teile des Rumpfes scheinen die Hautstrahlen des dorsalen Flossenlappens durch ein inneres Skelet nicht gestützt zu werden — es haben die hier noch paarigen Neuralbögen

Textfig. 4.
Skelet der Schwanzgegend von *Ctenodus tardus* (nach A. Fritsch).

(ohne Dornfortsatz) die Flosse noch nicht erreicht (dieses ist ein fundamentaler Unterschied vom Skelette einer echten Dorsalis, wo immer Innenskelet mit Hautstrahlen verbunden sind).

Diese Tatsachen zeigen ganz unzweideutig, daß die *Ctenodontidae* auf dem Wege zur Ausbildung einer Diphycerkie aus der Heterocerkie stehen; hiermit erweist sich auch die Diphycerkie rezenter Dipnoer als sekundär erworben. Vom primären Flossenskelet ist nichts zu sehen und wir müssen anerkennen, daß die Flosse ebenso wie die Schwanzflosse bei den höheren Teleostomi sekundär durch Dornen gestützt wird. Diese Dornfortsätze sind bei den Ctenodontidae dorsal nur im Beginne der Ausbildung getroffen, ventral aber, wie in der Schwanzflosse von *Eusthenopteron* von den Wirbelbögen abgegliedert; hiermit wird erwiesen, daß auch die Flosse rezenter Dipnoer durch weiterentwickelte und sekundär gegliederte Dornfortsätze gestützt wird. Vom Skelette der Dorsalis und Analis ist nichts erhalten geblieben; der Flossenlappen reicht etwas auf den hinteren Teil des Rumpfes hinauf; hier wird er aber durch ein inneres Skelet nicht gestützt, was unbedingt stattfinden müßte, wenn in diesem Teile Spuren eines primären Skelettes vorhanden wären. Die Dornfortsätze stützen nur im Bereiche des Schwanzes den Flossenlappen, im Rumpfe sind sie nicht einmal ausgebildet; hiermit erweist sich aber die Verbindung der Hautstrahlen mit Dornfortsätzen als sekundär. Die gesammte kontinuierliche Flosse der *Ctenodontidae* stellt also eine morphologische Einheit vor. Aus den Beziehungen des Hautskelettes zum Achsenskelette kann man aber schließen, daß diese Flosse eine ausgebreitete Schwanzflosse ist, welche ebenso wie bei den höheren Teleostomi sekundär durch Dornfortsätze gestützt wird. Hiermit wird aber erwiesen, und wir sind dazu schon früher auf Grund einer Zusammenstellung anatomischer Befunde gekommen, daß auch die gesammte Flosse rezenter Dipnoer eine ausgebreitete Schwanzflosse mit sekundärem Skelette vorstellt.

## Zusammenfassung.

Zum Schlusse will ich noch einmal kurz die Resultate unsrer Untersuchungen über die Entwicklung der unpaaren Flossen der Fische zusammenstellen. In primitivstem Zustande haben wir das Skelet und die Muskulatur der unpaaren Flossen bei den *Cyclostomata* aufgefunden. Wenn eine Teilung in einzelne Flossen auch schon angedeutet ist, so ist diese Teilung nur erst eine äußere, das Flossenskelet

stellt eine ununterbrochene Reihe von Knorpelradien vor. Die Knorpelradien ragen frei in die Hautfalte bis zum äußeren Rande derselben hinein. Das gesammte Skelet dieser Flosse wird unabhängig vom Achsenskelette ausgebildet und tritt im Bereiche des Schwanzes sekundär in eine Verbindung mit dem letzteren. Es sind noch keine bestimmten Beziehungen zwischen Radienzahl und Körpersegmentation festgestellt; die Zahl der Radien ist im allgemeinen höher als die Zahl der Körpermetamere. In der Caudalis sind die Knorpelradien dorsal ebenso wie ventral entwickelt und die Chorda teilt den Schwanz in zwei symmetrische Hälften. Diese primär symmetrische protocerke Schwanzflosse besitzt noch keine eigne Muskulatur.

Auf Grund der Beobachtungen über die Embryonalentwicklung des Skelettes und der Muskulatur der unpaaren Flossen der Fische, müssen wir zum Schlusse kommen, daß bei den Vorfahren derselben eine kontinuierliche unpaare Flosse vorhanden war, welche dem ganzen Rücken entlang nach hinten verlief, hinten um das Schwanzende bog und ventral nach vorne wenigstens bis zum Anus reichte (vielleicht auch etwas weiter — präanale Flosse). Das Skelet dieser Flosse war vom Achsenskelette vollkommen unabhängig (wie das die Embryonalentwicklung zeigt), und behält auch seine Unabhängigkeit in den Dorsales und Analis beinahe aller Fische. Zwischen der Segmentation der Flosse und der Körpermetamerie wurden bei den Vorfahren der Fische bestimmte Beziehungen festgestellt — einem jeden Körpersegment entsprach ein Skeletradius und je ein Muskelbündel jederseits in den Dorsales und Analis (Schema auf der Textfig. 5, S. 66). Weitere Umbildungen, welche zu den Flossen rezenter Fische geführt haben, bestanden in einer Teilung in einzelne Abschnitte, welche in typischen Fällen zur Bildung zweier Dorsales und einer Analis geführt hat (die zweite Analis der Pleuracanthidae ist wahrscheinlich keine selbständige Flosse). Die Teilung in diese einzelnen Abschnitte der kontinuierlichen Flossenfalte, wird durch eine Konzentration, d. h. durch ein Zusammenschieben der Bestandteile der Flosse, begleitet. Diese Konzentration hat in Erzielung einer größeren Festigkeit der Flosse ihren Zweck; demgemäß ist die Konzentration am stärksten bei Fischen mit schwächerem, knorpeligen Skelette ausgeprägt (*Plagiostomata*); etwas weniger ist das Skelet bei Formen mit stärkerem und teilweise verknöcherndem Skelette konzentriert (*Chondrostei*); schließlich sind die Flossen bei Fischen mit starkem, knöchernem Skelette in der Regel ganz schwach konzentriert (Holostei, Teleostei). Bei beträchtlicher Konzentration wie bei den *Plagiostomata* können auch alle möglichen Verschmelzungen der

Knorpelradien in Platten verschiedner Größe und Form eintreten. Angliederungen des Skelettes der unpaaren Flossen an das Achsenskelet finden nicht selten bei den Selachiern statt, aber immer erweist sich diese Angliederung als sekundär. Die Knorpelradien sind bei den Selachiern in der Regel dreigliedrig mit Überwiegen des mittleren Gliedes.

Bei den *Chondrostei* beginnt das progressive Wachstum des proximalen Gliedes, welches bei den *Holostei* schon zum Hauptteile des Flossenträgers wird; das mittlere und besonders das distale Glied werden beträchtlich zurückgebildet. Bei den *Teleostiern* tritt dazu noch eine Verschmelzung der Glieder ein, so daß die Flossenträger zwei- oder sogar eingliederig werden. Das Zurücktreten der Knorpelradien aus der Flossenfalte bei den Selachiern, und weiter die Reduktion der distalen Glieder, welche bei den *Chondrostei* beginnt und zu den charakteristischen Flossenträgern der höheren *Teleostomi* führt, ist durch progressive Ausbildung des Hautskelettes verursacht: die Funktion, die Flossenfalte zu stützen, welche früher den Knorpelradien gehörte (auch jetzt bei den Cyclostomata), wurde allmählich durch die Hornfäden und später Hautstrahlen übernommen; die Radien bleiben mit diesen Hautstrahlen immer verbunden und bekommen eine neue Funktion — nur die Hautstrahlen zu stützen — die Radien werden zu Flossenträgern; gleichzeitig werden diese Flossenträger in die Tiefe zwischen die Stammmuskeln eingeschoben und suchen eine stärkere Stütze in der Nähe des Achsenskelettes ohne aber mit dem letzteren in engere Beziehungen zu treten. Hiermit werden einige Etappen der phylogenetischen Entwicklung des primären Flossenskelettes verfolgt; dieses Skelet entstand in der freien Flossenfalte als Stütze dieser letzteren und trat mit der Ausbildung eines Hautskelettes aus der Falte zurück; die Lage des primären Skelettes innerhalb des Rumpfes ist sekundär erworben. Das Hautskelet, welches anfangs in Form sehr zahlreicher dünner Hornstrahlen hervortritt, bekommt Verknöcherungen, welche als weniger zahlreiche Hautstrahlen erscheinen; diese Hautstrahlen vermindern sich beträchtlich bis eine numerische Übereinstimmung mit den Flossenträgern erzielt wird; bei den rezenten Holostei und Teleostei ist das Hautskelet sehr vollkommen an das innere Skelet angepaßt, und einem jeden Flossenträger entspricht immer nur ein Hautstrahl, welcher mit ihm gelenkig artikuliert.

Die Muskeln der Dorsalis und Analis, welche bei Selachiern nur unvollkommen durch ein Septum distal in zwei Portionen geteilt werden, geben bei den *Chondrostei* (auch Holocephala), jederseits eines jeden

Radius, zwei selbständigen Muskeln ihren Ursprung — einem tiefen und einem superfizialen. Bei den *Holostei* und *Teleostei* haben sich Randportionen der superfizialen Muskeln von diesen letzteren abgelöst und sich paarweise in einem neuen Musculus depressor vereinigt; die übrige, mittlere Portion hat einen Musculus inclinator hergestellt; der tiefe Muskel funktioniert als ein Musculus erector.

Die einzelnen Flossen können sich sekundär stark ausbreiten und bilden oft bei den Teleostiern eine kontinuierliche unpaare Flosse. Nach hinten sich ausbreitende Rücken- und Afterflossen können allmählich die Schwanzflosse zurückdrängen und sie vollständig ersetzen; bei *Polypterus* hat dieses nur dorsal stattgefunden; bei *Apoda* ist dieser Prozeß wie dorsal, so auch ventral im vollen Gange; bei *Fierasfer* ist vom Schwanzskelette nichts erhalten geblieben, die Rücken- und Afterflossen sind am Ende des Körpers zusammengetroffen. In dieser Weise wird eine sekundär symmetrische gephyrocerke Schwanzflosse ausgebildet.

Es ist auch ein entgegengesetzter Prozeß möglich, eine Reduktion der Dorsalis und Analis und Ersetzung derselben durch die progressiv nach vorne sich ausbreitende Caudalis; dieses fand bei den Dipnoern statt.

Die Schwanzflosse der Fische hat in der Phylogenese viel stärkere Umbildungen durchgemacht. Primär wurde sie durch ein, von dem Skelette der übrigen Flossen nicht unterscheidbares, und also ebenfalls selbständiges, vom Achsenskelette unabhängiges Skelet gestützt (wie bei *Ammocoetes*, vielleicht *Pleuracanthus*); eigne Muskulatur war von Anfang an nicht vorhanden (*Cyclostomen*, vielleicht *Holocephala*). Diese Muskulatur wurde wahrscheinlich gleichzeitig mit Ausbildung der Heterocerkie in der hypochordalen Caudalis erworben; sie entstand auf Kosten der ventralen Myotomenden und erscheint bei den rezenten Selachiern in der Form einer kontinuierlichen Muskelschicht, welche von der Seitenfläche der Dornen entspringt und deren Fasern proximokaudal zur Haut verlaufen. Primäre Funktion dieser Muskulatur konnte das Bewegen der freien Knorpelradien sein; mit dem Anwachsen der Radien an die Wirbelsäule dient sie zum Ausbiegen des heterocerken Schwanzes.

Die Muskulatur der hypochordalen Caudalis wurde bei den rezenten *Chondrostei* eigenartig umgebildet, wie das bei anderen Fischen nicht der Fall war, sie wurde in zwei Schichten mit sich kreuzender Faserrichtung geteilt. Die Muskelschicht, deren Fasern bei den Selachiern

an der Haut teilweise in der Gegend der proximalen Enden der Hornfäden inserieren, wird bei den höheren Teleostomi in zwei Muskelmassen geteilt: eine proximale, deren Fasern außer Verbindung mit dem Hautskelette bleiben und welche mehr oder weniger reduziert wird, und eine distale, deren Fasern von der Seitenfläche der Dornfortsätze zu den Hautstrahlen ziehen. Am primitivsten scheinen die Beziehungen der distalen Muskelmasse bei *Polypterus* erhalten zu sein. Für alle höhere *Teleostomi*, mit den rezenten *Crossopterygii* und *Holostei* beginnend, ist eine Ausbildung auf Kosten der letzten Myotome eines hypochordalen Längsmuskels charakteristisch. Die proximale Muskelmasse wird mehr oder weniger rückgebildet. Die distale Gruppe gibt einer Reihe kleiner Muskeln ihren Ursprung, welche distal zwischen den Hautstrahlen eingeschoben werden — den Musculi interradiales. Bei den *Teleostei* ist außer der primären Muskulatur — der proximalen und der distalen Muskelgruppe, welche letztere in einen Musculus flexor ventralis und ein System der Musculi interradiales differenziert ist, und dem ältesten sekundären Muskel, dem hypochordalen Längsmuskel, eine große Zahl sekundärer Differenzierungsprodukte der Stammuskulatur ausgebildet. Bei Ausbildung einer annähernden Symmetrie (Diphycerkie) wie bei den *Gadidae*, bekommen der primäre Musculus flexor ventralis und der sekundäre flexor dorsalis ein ganz ähnliches Aussehen, die Musculi interradiales werden gleichmäßig wie ventral, so auch dorsal verbreitert, es wird ein epichordaler Längsmuskel dem hypochordalen entsprechend ausgebildet und die superfizialen Differenzierungsprodukte der Myotomen erscheinen als eine gleichmäßige und ununterbrochene Schicht wie ventral, so auch dorsal; in dieser Weise bekommt auch die Muskulatur der Schwanzflosse eine symmetrische Anordnung.

Die Muskulatur der gesammten Flosse der Dipnoer ist der primären hypochordalen Schwanzmuskulatur im allgemeinen ähnlich, und unterscheidet sich fundamental durch Abwesenheit einer Segmentation von den Muskeln typischer Rücken- und Afterflossen; am besten ist diese Muskulatur mit der primären hypochordalen Muskelmasse der Crossopterygier zu vergleichen. Ebenso wie bei Teleostiern mit symmetrischen Schwänzen wurde bei den Dipnoern eine Muskulatur desselben Baues auch epichordal erworben.

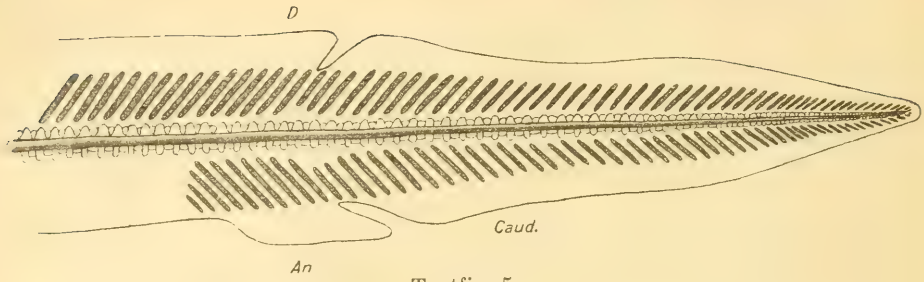
In der epichordalen Abteilung der Schwanzflosse wurde eine eigne Muskulatur viel später erworben, sie fehlt noch bei allen niederen Fischen wie *Elasmobranchii*, *Chondrostei* und *Holostei*. Nur bei den *Teleostei* wird hier auf Kosten der Myotome eine Muskulatur ausgebildet, welche bei Formen mit annähernd diphycerken Schwänzen,

eine den hypochordalen Muskeln symmetrische Anordnung bekommen. Dieses letztere fand auch bei den *Dipnoi* statt.

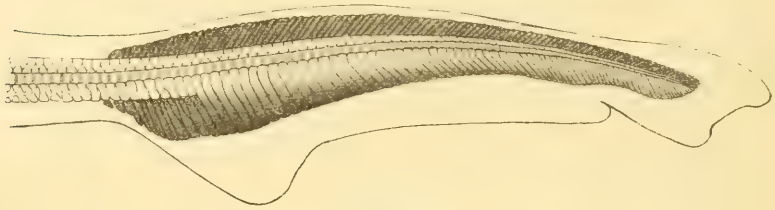
Die Schwanzflosse wurde primär durch eine Reihe unabhängiger Knorpelradien gestützt, welche ebenso metamer angeordnet und gegliedert waren wie in den übrigen Flossen (Schema auf der Textfig. 5, S. 66). Nach Teilung der ehemals kontinuierlichen Flosse in bestimmte Abschnitte, ist auch im Bereiche der Caudalis dorsal wie auch ventral eine mäßige Konzentration eingetreten. Eine Reduktion des epichordalen Flossenlappens und progressive Ausbildung des hypochordalen, mit einem gleichzeitigen Umbiegen des entsprechenden Teiles des Achsenskelettes nach oben, führt zur Entwicklung eines unsymmetrischen heterocerken Schwanzes. Die Ausbildung einer Heterocerkie wurde von entsprechenden Prozessen im Innenskelette begleitet. Das Skelet der epichodordalen Caudalis erlitt eine Reduktion, welche in Verlust der ursprünglichen Gliederung und starken Verkürzung der Radien ihren Ausdruck findet (Textfig. 6, S. 66). Eine volle Reduktion des epichordalen Schwanzlappens bei den Teleostomi, führt bei den höheren Vertretern derselben zum völligen Schwinden des Skelettes in dieser Abteilung. Bei *Amia calva* sind noch Rudimente von vier unabhängigen Radien in dieser Gegend erhalten geblieben (Textfig. 8, S. 66), sie stützen die letzten Überbleibsel von Hautstrahlen der primären epichordalen Caudalis. Bei *Lepidosteus* und den *Teleostei* sind von diesen Radien keine Spuren mehr erhalten. Die »falschen Dornen« der Knochenfische stellen echte abgegliederte Dornfortsätze vor, welche mit dem primären Flossenskelette nichts zu tun haben (Textfig. 9, S. 66). Für die Teleostier ist eine starke Tendenz zur Ausbildung einer innerlichen Symmetrie der Schwanzflosse charakteristisch; die Hautstrahlen wandern wieder auf die dorsale Flossenhälfte über und können an oberen Dornen Stütze finden. Bei den *Gadidae* wird das für Teleostier charakteristisch veränderte Schwanzskelet stark reduziert und statt dessen treten von vorne allmählich progressiv in die Länge wachsende Dornfortsätze dorsal genau ebenso wie auch ventral hinzu; diese Dornfortsätze nehmen die Hautstrahlen auf und die Schwanzflosse wird beinahe vollkommen symmetrisch (diphycerk) (Textfig. 2, S. 33).

In der Reihe der *Teleostomi* können wir also eine progressive Reduktion der epichordalen Caudalis bis zum vollen Verluste erst der Hautfalte, und dann auch des primären Skelettes nachweisen; die Tendenz zur Ausbildung einer Symmetrie bei den Teleostiern führt zur Wiederentwicklung einer dorsalen Flossenabteilung mit einem sekundären Stützapparat, welches auf Kosten des Achsenskelettes ausgebildet wird.

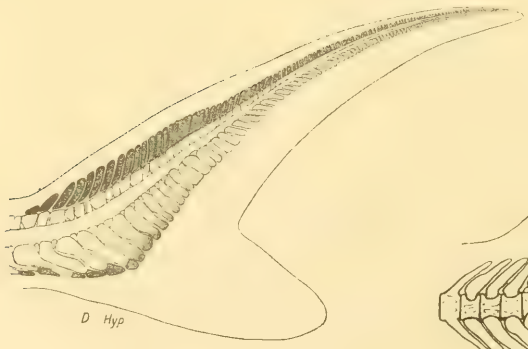
Im Zusammenhange mit der Ausbildung einer Heterocerkie bei den Vorfahren rezenter Fische steht auch die progressive Entwicklung der Knorpelradien in der hypochordalen Caudalis. Da in dieser für die Lokomotion sehr wichtigen Flosse eine Erwerbung beträchtlicher Festigkeit gleichzeitig aber eine Erhaltung der Biegsamkeit des Schwanzes besonders notwendig war, letzterer Umstand aber eine starke Konzentration und ein Untereinanderverschmelzen der Radien, wie es in andren Flossen geschah, nicht erlaubte, so fand eine Angliederung an das Achsenskelet mit gleichzeitiger Anpassung der Segmentation des Flossenskelettes an die Metamerie desselben Platz; bei weiterer Entwicklung fand ein Anwachsen der primär unabhängigen Radien der hypochordalen Caudalis an die entsprechenden unteren Bögen statt. Diese Prozesse schritten in kaudokranialer Richtung fort und sind bei den primivsten rezenten *Squaliden* bis jetzt noch nicht beendet; man kann in diesem Falle mehrere selbständige Radien im vorderen Teile der hypochordalen Caudalis nachweisen, welche zuweilen zahlreicher als die entsprechenden unteren Bögen sind (Textfig. 6). Das Skelet der hypochordalen Caudalis stellt jetzt ein Verschmelzungsprodukt primär selbständiger Radien mit Elementen des Achsenskelettes dar; das skeletogene Material, welches genetisch dem Achsenskelette zugehört, scheint allmählich ein Überwiegen zu bekommen, das primäre Skelet wird durch das Achsenskelet assimiliert; dieser Prozeß schreitet auch in kaudokranialer Richtung fort. Bei den *Chondrostei* scheinen ebenfalls Spuren primärer Radien erhalten zu sein (Textfig. 7) das Überwiegen des eigentlichen Dornfortsatzes wird aber beträchtlich sein. Bei den *Holostei* und *Teleostei* kann man keine Spuren des primären Skelettes hypochordal mehr nachweisen — der Stützapparat besteht ausschließlich aus Dornfortsätzen; wir müssen annehmen, daß die Radien völlig durch das Achsenskelet assimiliert wurden. Die Schwanzflosse wird bei den *Teleostomi* der steigenden Funktion entsprechend progressiv verkürzt; hiermit wurde die Zahl der Stützelemente immer stärker vermindert, dementsprechend aber mußten sie selbst stärker werden. Das Eintreten einer Verknöcherung der Dornfortsätze war ein sehr bedeutender Schritt auf dem Wege der progressiven Vervollkommnung der Schwanzflosse — es erlaubte diese Flosse bei gleichzeitigem Breiterwerden außerordentlich zu verkürzen und die Wirkung auf das äußerste Ende derselben zu übertragen (Textfig. 8). Bei den Teleostiern aber wurde die Flosse noch beträchtlicher verkürzt, die Zahl der Stützelemente (Dornfortsätze) noch mehr, zuweilen bis auf 1—2, vermindert und damit mußten sie noch stärker werden und haben



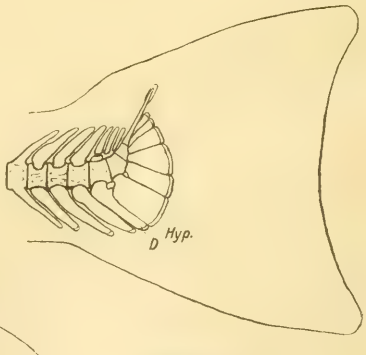

Textfig. 5.



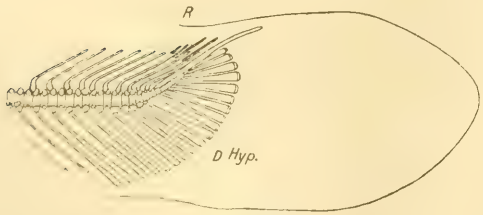
Textfig. 6.




Textfig. 7.




Textfig. 9.




Textfig. 8.

Eine phylogenetische Reihe einiger Schwanzformen. Das primäre Skelet dunkel, das Achsenskelet hell. — Textfig. 5. Hypothetische Urform. *An.* Afterflosse; *D*, Rückenflosse; *Caud.* Schwanzflosse. — Textfig. 6. *Heptanchus.* — Textfig. 7. *Acipenser.* — Textfig. 8. *Amia.* — Textfig. 9. *Salmo. D*, letzter Dornfortsatz; *Hyp*, erstes Hypurale.

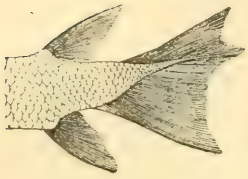
die Gestalt breiter Knochenplatten (typischer Hypuralia) bekommen (Textfig. 9).

In der Reihe der Fische können wir also in der hypochordalen Caudalis ein Anwachsen primär unabhängiger Radien an das Achsenskelet, eine Assimilierung derselben durch das letztere bis zum völligen Schwunde und progressive Ausbildung der Dornfortsätze nachweisen, welche die Stützfunktion übernommen haben. Diese Prozesse haben in Vergrößerung der Widerstandsfähigkeit dieses Skelettes ihren Zweck, was eine Verkürzung und Verbreiterung des Schwanzes und damit eine Steigerung der Funktion desselben ermöglichte.

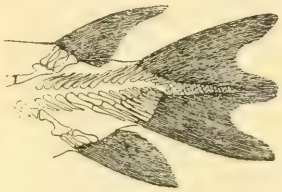
Eine sekundäre Symmetrie der Schwanzflosse kann bei Teleostiern infolge Reduktion des typischen Schwanzskelettes und Ersetzung desselben durch von vorne herantretende Dornfortsätze ausgebildet werden (Diphycerkie, annähernd bei *Gadidae*); die Schwanzflosse kann aber auch durch die von vorne herantretenden Rücken- und Afterflossen ersetzt werden (Gephyrocerkie, *Fierasferidae*, annähernd bei *Apoda*).

Eine diphycerke Schwanzflosse, also eine sekundär symmetrische Flosse, welche durch Dornfortsätze gestützt wird, wurde öfters bei fossilen Formen ausgebildet (direkt aus der Heterocerkie, ohne vorhergehende Homocerkie). Besonders demonstrativ ist der Übergang von der beinahe noch heterocerken Schwanzflosse von *Tristichopterus* zur äußerlich symmetrischen Flosse von *Eusthenopteron*; bei den *Coelacanthidae* ist der Schwanz schon vollkommen symmetrisch; da wir nichts außer Dornfortsätzen im Schwanze dieser Formen sehen können, so müssen wir diese sekundär symmetrische Schwanzflosse als diphycerk bezeichnen. Die Ausbildung der Diphycerkie wurde durch ein progressives Wachstum des epichordalen Flossenlappens und der sie stützenden Dornen und gleichzeitiges Ausbiegen der Chorda zurück zur Mittellinie erzielt; das frühere Ende des heterocerken Schwanzes bekommt eine Lage in der Mitte der Schwanzflosse, wodurch die letztere eine dreilappige Form bekommt. Der mittlere Lappen — die Pinselflosse der *Coelacanthidae* wird reduziert (Macropoma). Ein ähnlicher Prozeß fand auch bei den Dipnoern statt. Die ältesten Vertreter dieser Gruppe besassen zwei Dorsales, eine Analis und eine streng heterocerke Caudalis. Bei den *Ctenodontidae* ist eine kontinuierliche Flosse vorhanden, welche nur einer Schwanzflosse, die eine äußerliche Symmetrie erworben hat, entsprechen kann, das innere Skelet ist noch nicht symmetrisch angeordnet und besteht ventral aus stark entwickelten und abgegliederten Dornfortsätzen, dorsal sind solche nur erst im Beginne ihrer Ausbildung getroffen (also ein Überwiegen des

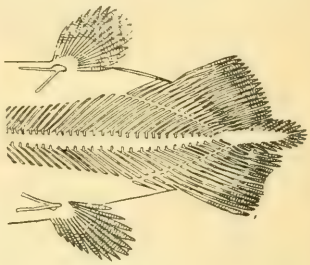
hypochordalen Skelettes, wie es von einer heterocerken Form vererbt ist). Vom primären Skelette der Dorsalis und Analis ist nichts zu sehen — es ist spurlos rückgebildet. Bei rezenten Dipnoern wurden die Dornfortsätze sehr stark ausgebildet und gegliedert, dabei wurde



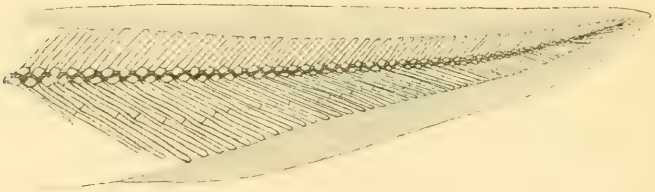
Textfig. 10.



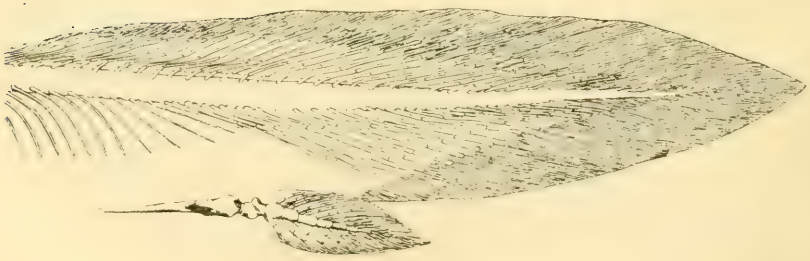
Textfig. 11.



Textfig. 12.



Textfig. 13.



Textfig. 14.

Ausbildung sekundärer Symmetrie bei Crossopterygiern und Dipnoern. Textfig. 10. *Tristichopterus alatus* (nach TRAQUAIR aus BRIDGE). — Textfig. 11. *Eusthenopteron foordi* (nach WHITEAVES aus BRIDGE). — Textfig. 12. *Undina gulo*. Restauration von SMITH WOODWARD. — Textfig. 13. *Ctenodus tardus*. Schematisch restauriert. — Textfig. 14. *Ceratodus forsteri* nach GÜNTHER.

der Schwanz auch innerlich vollkommen symmetrisch. Die Symmetrie ist also bei den Dipnoern ebenfalls durch progressives Wachstum der epichordalen Schwanzflosse und gleichzeitiges Ausbiegen der früher nach oben gebogenen Achse erzielt. Ein speziell für Dipnoer

| | | | |
|---|---|---|---|
| Primäre Symmetrie | Protocerkie (Protodiphycerkie) (*Cyclostomata*, vielleicht *Pleuracanthus*) | primäres unabhängiges Flossenskelet | selbständig oder angewachsen |
| Asymmetrie | primäre Heterocerkie (Protoheterocerkie) (*Elasmobranchii* und *Chondrostei*) | primäres unabhängiges Flossenskelet | hypochordal an das Achsenskelet angewachsen |
| Asymmetrie | sekundäre Heterocerkie (Metaheterocerkie) (*Holostei*, heterocerke *Crossopterygii* und *Dipnoi*) | primäres Skelet reduziert, dorsal und ventral Dornen | |
| Äußerliche Symmetrie | Homocerkie (Cryptoheterocerkie) (*Teleostei*) | primäres Skelet reduziert, in *Epuralia* und *Hypuralia* veränderte Dornen | |
| Sekundäre Symmetrie | Diphycerkie (Metadiphycerkie) (*Dipnoi*, *Coelacanthidae*) | primäres Skelet reduziert, dorsal und ventral Dornen (morphologisch von der sekundären Heterocerkie nicht verschieden) | |
| Sekundäre Symmetrie | Gephyrocerkie (*Fierasferidae*) | primäres und sekundäres Skelet reduziert, dorsal und ventral freie Flossenträger (morphologisch zusammengetroffene Dorsalis u. Analis) | |

eigenartiger Prozeß ist die progressive Ausbreitung in kaudokranialer Richtung der Schwanzflosse und Ersetzung der Rücken- und Afterflosse. Wie die Befunde an fossilen *Dipteriden* zeigen, scheinen diese Flossen (wenigstens die zweite Dorsalis) nicht direkt zurückgebildet zu werden, sondern erst mit der Schwanzflosse zusammenzutreffen (wobei die zweite Dorsalis sogar ausgebreitet wird). In dieser Weise entstand eine kontinuierliche Flosse, welche morphologisch verschiedenwertige Gebilde in sich vereinigte; nach dieser Vereinigung bekamen aber Bestandteile der Schwanzflosse (Muskulatur und inneres Skelet) allmählich ein Überwiegen über die zurücktretenden (in kaudokranialer Richtung) Elemente der übrigen Flossen, bis zum völligen Schwunde dieser letzteren. Die Ursache solch einer Ersetzung ist begreiflich: das Zusammentreffen der einzelnen Flossen zeigt, daß die gesammte Flosse als eine physiologische Einheit wirken soll; ein Zustreben zur Ausbildung einer morphologisch einheitlichen Zusammensetzung kann man

hieraus verstehen (dasselbe findet ja auch in gephyrocerken Schwänzen, nur in entgegengesetzter Richtung statt); daß dabei der Sieg den Bestandteilen der Schwanzflosse zu Teil wurde, dafür kann man in der festeren Stütze am Achsenskelette seinen Grund erkennen.

Auf Grund unsrer Beobachtungen und Zusammenstellungen können wir obenstehende (S. 69) typische Schwanzflossen unterscheiden.

### Form und Funktion der Schwanzflosse.

In der eben angegebenen Klassifikation der Schwanzflossen sind außer den äußerlichen Formveränderungen auch morphologisch viel wichtigere Merkmale in Acht genommen. Man kann leicht sehen, daß wenn auch die Umbildungen des Innenskelettes mit entsprechenden Formveränderungen der Flossenlappen in kausalem Zusammenhange stehen, so kommen sie gewöhnlich nicht gleichzeitig zum Endresultate der eingetretenen Umbildungen — diese Prozesse gehen mit verschiedener Schnelligkeit vor. Die Veränderung der Form des Fossenlappens, also Umänderung in der Anordnung der Widerstandsflächen eilt immer voraus. Bei extremer Ausbildung der Heterocerkie wird erst die epichordale Hautfalte rückgebildet, und nur viel später das entsprechende Skelet (bei Chondrostei ist es noch erhalten). Bei Entwicklung sekundärer Symmetrie tritt eine äußere Symmetrie der Flossenlappen viel früher als im Skelette hervor — so alle homocerken Schwänze der Teleostier, äußerlich symmetrische Flossen von *Eusthenopteron* und *Ctenodus*. Dieses zeigt, daß die Umbildungen im Skelette durch Formveränderungen, also in letzter Instanz durch Funktionsänderungen bedingt werden.

Um etwas näher die Funktion verschiedner Flossenformen zu betrachten, müssen wir die Schwanzflosse in physiologische Einheiten teilen; es fällt nämlich nur in symmetrischen Flossen die Teilung in morphologische Einheiten — epichordale und hypochordale Caudalis mit der funktionellen Teilung überein. In einer unsymmetrischen Flosse müssen wir die Widerstandsflächen, welche dorsal von einer durch die Körperachse ziehenden horizontalen Linie liegt, von den ventral liegenden unterscheiden. Demgemäß müssen wir im heterocerken Schwanze einen dorsalen (oder axialen) Schwanzlappen unterscheiden, welcher den ganzen mittleren und hinteren Teil des Schwanzes, mit Achse, epichordaler und größtem Teile der hypochordalen Caudalis, einschließt, und einen ventralen Schwanzlappen, welcher nur aus dem vorderen stark entwickelten Lappen der hypochordalen Caudalis besteht. Die Wirkung beider Abteilungen ist im gewissen Sinne ent-

gegengesetzt. Die Bewegungen des oberen Lappens müssen den hinteren Teil des Körpers niederdrücken, damit wird der Fisch mit dem Kopf nach oben gehoben (nicht umgekehrt wie das in einigen Büchern angegeben wird); Bewegungen des unteren Lappens wirken entgegengesetzt und korrigieren damit die Arbeit des axialen Lappens.

Wir sind in unsrer Arbeit zum Schlusse gekommen, daß wenn frühe Vorfahren der rezenten Fische ein Stadium einer primär symmetrischen Schwanzflosse (Protocerkie) auch durchgemacht haben, so wurde sie bei allen Fischen in eine heterocerke Flosse umgebildet; diese heterocerke Flosse wurde aber wieder bei der größten Zahl der Fische in eine äußerlich symmetrische verändert und bei einigen Fischen erhielt die Schwanzflosse auch eine innerlich symmetrische-diphycerke Form. Solch äußerst eigentümlicher Entwicklungsgang, welcher nicht bei einzelnen Formen, sondern in großen Fischgruppen stattfand, muß besonderen sehr allgemeinen Gesetzen untergeordnet sein. Die Ursache der Entwicklung eines heterocerken Schwanzes mußte für alle Fische gemein sein und ist wahrscheinlich mit irgendwelchen besonderen Funktionsförderungen bei den Knorpelfischen verbunden; ebenso mußte die Ursache einer Ausbildung der sekundären Symmetrie (wie äußerer so auch innerlicher) für alle Fische mit Knochenskelette gemein sein (Holostei, Teleostei, Crossopterygii, Dipnoi).

Die funktionelle Bedeutung der Schwanzflosse ist, wie bekannt, sehr groß — es ist das wichtigste Lokomotionsorgan eines Fisches. Was die Beziehungen zwischen Form dieser Flosse und Höhe der allgemeinen Funktionsleistung betrifft, so muß ich wieder an eine wichtige Schlußfolgerung von H. Strasser (82) erinnern, welche früher schon zitiert wurde: bei Ausbildung der Schwanzflosse kann die Vergrößerung der Widerstandsfläche nur dann die Funktionsleistung erhöhen, wenn sie breiter, aber nicht länger wird. Wie wir schon darauf aufmerksam gemacht haben, kann man darin den Grund der progressiven Verkürzung des Schwanzes in der Reihe der Fische sehen; diese Verkürzung erklärt aber auch die wichtigsten Umbildungen im Skelette der Schwanzflosse — Verminderung und gleichzeitige Verstärkung der Stützelemente.

Es wurde bis jetzt angenommen, daß der Körper eines Fisches in hydrostatischem Gleichgewichte sich befindet; dieses ist aber nicht immer der Fall. Wenn die Massen im Körper gleichmäßig verteilt sind, was bei einem wurmförmigen Tiere mit noch nicht ausgebildetem Schädel Platz haben konnte, so wird es bei wellenartigen Bewegungen des Körpers in einer horizontalen Ebene nur unter der Bedingung be-

wegt, wenn die Widerstandsflächen symmetrisch an der Achse angeordnet sind. Mit der Entwicklung eines Kopfes wird der vordere Teil des Körpers eines Vorfahren der Cranicta weniger biegsam und die Bewegungen werden auf den hinteren Teil des Körpers übertragen; Vergrößerung der vertikalen Widerstandsfläche symmetrisch an der Achse bewirkte die Ausbildung einer kontinuierlichen und protocerken Flosse (ohne Muskulatur). Die Kontinuität dieser Flosse ist ein Ausdruck ihrer physiologischen Einwertigkeit, welche auch von einer morphologischen Gleichwertigkeit der ganzen Flosse begleitet wurde. Eine Wanderung des Anus weiter nach vorne und Konzentrierung der inneren Organe im vorderen Teile des Körpers bewirkte die Trennung des verhältnismäßig starken Rumpfes von dem leicht biegsamen Schwanze. Hierdurch wurde aber auch die Funktion der Flossen getrennt; die für die Lokomotion wichtigsten hinteren Teile der Flosse behielten ihre ursprüngliche Funktion: sie vergrößerten die Widerstandsfläche des Schwanzes und wurden bei Ortsbewegung des Fisches passiv mit den wellenartigen Biegungen des Schwanzes selbst unter Einflusse der Stammuskulatur bewegt — eigne Muskulatur erhielt diese protocerke Schwanzflosse nicht. Der Rumpfteil der Flosse mußte aber mit der schwächeren Biegsamkeit des entsprechenden Körperabschnittes allmählich ihre ursprüngliche Lokomotionsfunktion aufgeben; dementsprechend mußte sie entweder verloren gehen oder eine neue Funktion erwerben. Es ist dieses letztere geschehen. Erst mit Hilfe anliegender Teile der Myotome, dann abgesonderter Muskelbündel, wurden eigne Bewegungen dieser Flossen ausgeübt; die von der Schwanzflosse abgetrennten Rückenflossen und Afterflossen bekamen eigne Muskulatur und hiermit eine neue Funktion — das Gleichgewicht des Körpers zu regulieren. Diese neue Funktion erlaubte das dorsal liegende Zentralnervensystem durch ein System Skeletbögen zu schützen, wodurch der Rücken schwerer als der Bauch geworden ist. Das Achsenskelet, welches in dieser Weise im Rumpfe angelegt wurde, sollte auch im Kopfe das Nervensystem und die Sinnesorgane schützen. Hiermit wurde aber der Kopf zum schwersten Teile des Körpers.

Bei den Selachiern mit massivem Kranium und starken Zähnen an den Kiefern, ist der Kopf schwerer als die übrigen Teile des Körpers und diese ungleichmäßige Massenverteilung wird durch ein Vorhandensein und bestimmte Lage einer Schwimmblase, wie bei den höheren Fischen, nicht kompensiert. Darin liegt die Ursache einer Entwicklung der Heterocerkie. Der Fisch müßte mit dem Kopf nach unten herabsinken, wenn die ungleichmäßige Massenverteilung nicht

in anderer Weise kompensiert würde; dieses geschieht durch entsprechende Verteilung der horizontalen Widerstandsflächen — 1) der vordere Teil des Körpers wird viel breiter als der hintere und 2) es werden horizontal gestellte paarige Flossen ausgebildet, deren vorderes Paar, der größeren Masse der vorderen Hälfte des Körpers entsprechend, eine viel größere Widerstandsfläche darstellte als das hintere Paar. Bei langsamen Herabsinken auf den Boden dienen die ausgespannten paarigen Flossen als eine Art Fallschirm, welcher ein gleichmäßiges Sinken aller Körperteile möglich macht. Der vordere Körperteil kann aber nur mit Schaden stark verbreitert werden, weil es den schädlichen Widerstand beim Schwimmen vergrößert. Ebenso werden aber auch bei schnellem Schwimmen die horizontal ausgebreiteten Flossen (der vordere Rand derselben) einen merkbaren Widerstand herstellen; der Fisch wird mit Vorteil die paarigen Flossen an den Körper andrücken und das Heruntersinken des Kopfes durch entsprechende Biegung des Schwanzes beseitigen; hierzu dient eine Biegung des Schwanzes nach oben, welche den hinteren Körperteil niederdrückt und also den Kopf hebt. Da beim Stillstehen des Fisches die Form des Schwanzes gleichgültig ist, so hat er eine nach oben gebogene Lage als Normalzustand erworben; hierdurch wird beim Schwimmen Muskelkraft (zum Aufbiegen des Schwanzes) erspart. Also wird die unsymmetrische, heterocerke Schwanzflosse in unmittelbarem Zusammenhange mit der Entwicklung eines massiven Schädels ausgebildet; es ist dabei leicht zu begreifen, daß dieses bei allen Fischen stattfinden mußte. Was den charakteristischen ventralen Lappen betrifft, so wurde er im Anfangsabschnitte der Schwanzflosse zum Zwecke einer Verbreiterung der nützlichen Widerstandsfläche bei gleichzeitigem Verkürzen derselben ausgebildet; dieses sind also schon die ersten Etappen zur weiteren Konzentrierung der Flosse, welche zu den höheren Schwanzformen und zunächst zu den kurzen oft tief gablig ausgeschnittenen, zweilappigen, aber doch deutlich unsymmetrischen Schwanzflossen der meisten vorjurassischen fossilen Fische (jetzt bei einigen Haien und bei den Chondrostei) führen; diese letzteren besitzen also nur vervollkommnete heterocerke Schwanzflossen. Primitive, lange, mäßig nach oben gebogene Flossen, mit noch schwach entwickeltem ventralen Flossenlappen sind auch jetzt am schönsten bei den *Chlamydoselachidae*, dann *Notidanidae* und *Scylliidae* erhalten geblieben.

Daß unsre Vorstellung über die Funktion der heterocerken Schwanzflosse richtig ist, können wir aus den Wechselbeziehungen, welche zwischen Körperform und Schwanzform bestehen, ersehen. Wir

haben ja gesehen, daß ein und dasselbe Resultat jedesmal durch zwei verschiedene Wege erzielt werden kann: beim Stillstande des Fisches wird Vergrößerung der Breite des Fisches im vorderen Teile zu demselben Resultate wie Vergrößerung der Fläche der horizontal liegenden Brustflossen führen; beim Schwimmen wird Vergrößerung der Breite des Fisches im vorderen Teile zu demselben Resultate wie stärkere Assymetrie des Schwanzes führen (natürlich ist das aber für die Geschwindigkeit nicht gleichgültig). Aus dem Gesagten folgt: 1) daß Selachier mit schlankem Körper den Schwanz stark nach oben biegen müssen und große (oder weit nach vorne liegende) Brustflossen besitzen müssen (*Scyllium*, *Mustelus*, stärker bei *Heptanchus*, besonders scharf bei *Carcharias*), 2) daß Selachier mit plumpen Körpern eine annähernd symmetrische (äußerlich) Schwanzflosse und kleinere (oder weiter hinten liegende) Brustflossen besitzen können (*Laemargus*, *Lamna*), 3) daß bei Selachiern, deren große Vorderflossen an den Körper nicht angedrückt werden (schlechtere Schwimmer), die Schwanzflosse annähernd symmetrisch ist (Rochen und rochenähnliche Haie), hierher auch *Cladoselache*. Natürlich müssen bei weitführender Vergleichung viele Einzelheiten in Betracht gezogen werden, wie die Stärke der Kiefer und Zähne, die genaue Lage der Flossen und genaue Körperform (ein sehr langer Rumpf und Schwanz wirkt nämlich ebenso wie ein Breiterwerden des vorderen Körperteiles — *Chlamydoselachus*) usw.

Wir haben also erkannt, daß die Ausbildung der Heterocerkie mit Entwicklung des Schädels im Zusammenhange steht; dieses ist ein äußerst allgemeiner Prozeß, und wir werden uns nicht mehr wundern, daß bei allen rezenten Fischen solch ein Stadium durchgemacht wurde. Wir haben aber gesehen, daß bei allen Fischen mit einem Knochenskelette ein entgegengesetzter Prozeß eingetreten ist und zur Ausbildung einer verschieden vollkommenen Symmetrie geführt hatte. Dieses ist ebenfalls ein sehr allgemeiner Prozeß und es muß eine allgemeine Ursache vorhanden sein.

Alle Teleostier besitzen eine äußerlich symmetrische Schwanzflosse; funktionell symmetrisch, oder beinahe symmetrisch erscheinen aber auch die Schwanzflossen aller Holostei; sogar die kurzen heterocerken Flossen vieler fossiler (auch palaeozoischer) Chondrostei sind funktionell symmetrisch, weil der ventrale Flossenlappen die Größe des axialen Lappens beinahe oder völlig erreicht hat (z. B. *Platysomus*). Wenn wir in Betracht ziehen, daß von einigen Chondrostei die Holostei abgezweigt sind, und diese letztere zu den Teleostiern geführt haben, so müssen wir in diesen Fischen eine Formenreihe erkennen, bei welchen

eine funktionelle Symmetrie sehr früh erworben wurde, und dann in einzelnen Gruppen mit verschiedener Schnelligkeit zur Symmetrie des Hautskelettes (Homocerkie) und bei wenigen Formen auch zur Symmetrie des Innenskelettes geführt hat. Der Anfang dieses Prozesses liegt im Devon, das Ende ist bei den meisten Fischen noch nicht erreicht. Die ursprüngliche heterocerke Schwanzflosse, welche dieser Formenreihe zu Grunde liegt, ist eine kurze und sehr breite, zweilappige, tief ausgeschnittene Flosse mit einem ventralen Lappen, welcher ein wenig kürzer als der dorsale ist (z. B. *Palaeoniscus*). Diese Flosse mußte einem guten Schwimmer gehören; der Übergang zur Symmetrie war sehr einfach: ein progressives Wachstum des ventralen Lappens bis zur Größe des dorsalen (oder Reduzieren des letzteren) und danach ein Zurücktreten der Achse aus dem letzteren.

Andre Formenreihen, welche ebenfalls im Devon eine Symmetrie der Schwanzflosse erwarben, enthalten die Crossopterygier und Dipnoer. Beide Reihen beginnen mit untereinander sehr ähnlichen heterocerken Schwänzen, aber andrer Gestalt als die vorhergehende Gruppe. In dieser Flosse, wie wir sie z. B. bei *Dipterus*, *Osteolepis* und *Holoptychius* finden, ist solch eine Trennung in einen ventralen und dorsalen Lappen, wie das bei den Chondrostei stattfand, nicht eingetreten; es wird diese Schwanzflosse durch Verkürzung einer langgestreckten heterocerken mit schwach hervortretendem ventralen Lappen (wie bei *Chlamydoselachus*) entstanden sein — die Vorfahren der Dipnoer und Crossopterygier waren wahrscheinlich schlechtere Schwimmer mit weniger konzentrierter Schwanzflosse. In der Form dieser Flosse liegt die Ursache des andren Entwicklungsganges, welcher es aber ebenfalls zu einer sekundär symmetrischen Form gebracht hatte; die Lage der Achse war nicht durch einen deutlich abgegrenzten dorsalen Lappen (wie bei den Chondrostei) fixiert — sie konnte innerhalb der Flosse allmählich zur Mittellinie bei gleichzeitigem Wachstum der epichordalen Caudalis zurückwandern. So entstand, wie wir das schon früher gesehen haben, die Diphycerkie der Crossopterygier (Rhizodontidae, Coelacanthidae) und Dipnoer.

In der heterocerken Schwanzflosse beider Gruppen kann man aber schon die ersten Andeutungen der Erwerbung einer funktionellen Symmetrie ersehen (am wenigsten noch bei *Osteolepis*); jedenfalls ist diese Flosse nicht solch eine typische langgestreckte heterocerke Schwanzflosse wie wir sie bei den primitivsten Selachiern kennen. Wir können annehmen, daß wenigstens der Anfang dieses Prozesses bei gemeinsamen Vorfahren der Crossopterygier und Dipnoer stattfand. Wenn wir in

Betracht ziehen, daß der Beginn analoger Prozesse auch bei den Chondrostei im Anfange des Devon liegt, so wird es wahrscheinlich, daß wenigstens der erste Anstoß zur Ausbildung funktioneller (äußerlicher) Symmetrie bei den gemeinsamen Vorfahren aller Fische mit Knochenskelette gegeben wurde (außer den palaeozoischen Panzerfischen). Von da an gingen die entsprechenden Prozesse selbständig und parallel in den drei größten Fischgruppen (Dipnoer, Crossopterygier, übrige Teleostomi) und sogar in einzelnen Zweigen dieser Gruppen, mit verschiedener Geschwindigkeit vor sich: am schnellsten bei *Phaneropleuridae*, *Osteolepidae* (*Glyptopomus*), *Rhizodontidae* und *Ctenodontidae* (beinahe gleichzeitig auch innere Symmetrie), langsamer und in andrer Weise bei den *Chondrostei* und *Holostei* (äußere Symmetrie und nur ein ganz langsames Annähern an innerliche) und blieb unbeendet stehen in dem Zweige der Chondrostei, welcher zu den rezenten Formen führte.

Wir haben gesehen, daß die Erwerbung eines massiven Schädels es zur Entwicklung des heterocerken Schwanzes gebracht hat. Durch die Ausbildung von Hautknochen, welche dem Tiere einen guten Schutz gaben, wurde der Fisch aber immer schwerer; eine Vergrößerung der horizontalen Wiederstandsfläche, welche ein Schweben auch verhältnismäßig schwerer Körper im Wasser erlaubt, hat zu den ungestalteten Formen wie den fossilen *Ostracodermi* und *Antiarchi* geführt; doch gab der Hautpanzer einen solchen Vorzug vor andren, daß diese Fische sehr schnell einen großen Formenreichtum und weite Verbreitung erlangt haben. Und nun kam mit dem Devon eine ungeheure Menge ebenfalls durch Hautknochen geschützter, aber schlanker und beweglicher Tiere, welche sehr schnell die alten Panzerfische verdrängt haben, und nach verschiedenen Richtungen divergierend dem späteren Formenreichtum — schwächere Schwimmer den Crossopterygiern und Dipnoern, stärkere den übrigen Teleostomi Ursprung geben.

Die Ursache liegt in einer viel vorteilhafteren Kompensation des Gewichtes der Knochen. Die Fische haben die Fähigkeit bekommen Luft in den vorderen Abschnitt des Darmes einzuschlucken; zu diesem Zwecke wurde eine Ausstülpung und dann ein Sack, die Schwimmblase ausgebildet. Die Erwerbung der Schwimmblase gab aber nicht nur die Möglichkeit das Skelet zu verstärken, sie machte das spezifische Gewicht des Körpers dem Wasser gleich und erlaubte auch das Brackwasser und dann Süßwasser zu erobern. Durch die Lage und Form der Schwimmblase kann die ungleichmäßige Massenverteilung vollkommen korrigiert werden, damit verschwindet aber auch der Grund für das Vorhandensein einer assymmetrischen Schwanzflosse — die

heterocerke Flosse kann jetzt mit Vorteil wieder symmetrisch werden. Gleichzeitig wird auch eine Vergrößerung der horizontalen Widerstandsfläche zwecklos, und die paarigen Flossen können ihre horizontale Stellung aufgeben.

Wir sehen wie die Erwerbung eines neuen Organes — der Schwimmblase — eine ganze Kette Organisationsveränderungen mitgebracht hat. Unter andrem wurde auch die Form der Schwanzflosse verändert. Am schnellsten haben diese Erwerbung die Dipnoer und Crossopterygier ausgenutzt, dementsprechend waren sie auch die ersten Formen mit symmetrischen Schwanzformen, und beinahe die ersten Fische, welche das Brack- und Süßwasser erobern konnten.

---

Wir kommen also zur Schlußfolgerung, daß die für alle Fische gemeinsame Ausbildung der Heterocerkie unmittelbar mit der Entwicklung des Schädels zusammenhängt, und der Übergang zur sekundär symmetrischen Schwanzform — Diphycerkie der Crossopterygier und Dipnoer und Homocerkie der Holostei und Teleostei ebenso unmittelbar durch die Erwerbung einer Schwimmblase bedingt wird.

Kiew, im Mai 1912.

## Literaturverzeichnis.

A. Agassiz, On the young stages of some osseous fishes 1—2. Proceed. of the Americ. Acad. of Arts and Sciences. Vol. XIII, XIV. 1877—78.

— The development of Lepidosteus. Proceed. of the Americ. Acad. of Arts and Sciences. Vol. XIII. 1878.

L. Agassiz et C. Vogt, Anatomie des Salmones. Neuchâtel 1845.

H. Ayers and C. M. Jackson, Morphology of the Myxinoidei. 1. Skeleton and Musculature. Journ. of Morph. Vol. XVII. Boston 1901.

K. E. von Baer, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische. Leipzig 1835.

F. M. Balfour, A Monograph on the development of Elasmobranch fishes. London 1878.

— On the development of the skeleton of the paired fins of Elasmobranchii etc. . . . Proceed of the Zoolog. Society of London. 1881.

F. M. Balfour and W. N. Parker, On the structure and development of Lepidosteus. Philos. Trans. of the Royal Society of London. Vol. CLXXIII P. II. 1882.

H. Braus, a. Die Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskelettes. 1904. O. Hertwig, Handbuch der vergl. u. exper. Entwicklungsgeschichte d. Wirbeltiere. Bd. III. T. 2. 1906.

H. Braus, b. Tatsächliches aus der Entwicklung des Extremitätenskelettes bei den niedersten Formen usw. Haeckel-Festschrift (Jenaer Denkschriften XI). Jena 1904.

T. W. Bridge, The Mesial Fins of Ganoids and Teleosts. Journ. of the Linnean Society Zoolog. Vol. XXV. 1896.

— Fishes. The Cambridge Natural History. Vol. VII. 1910.

J. S. Budgett, On the Structure of the Larval Polypterus. Trans. zoolog. Society London. Vol. XVI. 1901.

W. A. Deinega, Zur Kenntnis der Anatomie des Chlamydoselachus anguineus, 1. Das Skelet. Arb. a. d. Vergl. Anat. Instit. d. Universität Moskau. Lief. VII. Moskau 1909. (Russisch.)

A. Dohrn, Studien z. Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. VI. Die paarigen und unpaaren Flossen d. Selachier. Mitteil. a. d. zool. Stat. zu Neapel. V. Leipzig 1884.

L. Dollo, Sur la Phylogenie des Dipneustes. Bull. de la Soc. Belge de Géologie de Paleont. et d'Hydrologie. Tome IX. Bruxelles 1895.

G. Favaro, Ricerche sulla morfologia e sullo sviluppo dei muscoli gracili del dorso dei Teleostei. Arch. Ital. Anat. Embr. Firenze. Vol. I. 1902.

A. Fritsch, Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Bd. II. H. 4. Prag 1889.

K. Fürbringer, Beiträge zur Morphologie des Skelettes der Dipnoer usw. Semon. Zoologische Forschungsreisen in Australien I. 1904. Jenaische Denkschriften IV.

C. Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere usw. Bd. I. 1898.

A. Goette, Beiträge zur vergl. Morphol. d. Skeletsyst. d. Wirbeltiere. II. Die Wirbelsäule u. ihre Anhänge. 2. Die Ganoiden. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XV. Bonn 1878.

E. S. Goodrich, Notes on the Development, Structure and Origin of the Median and Paired Fins of Fish. Quart. Journ. of microsc. science. 198. Vol. 50. P. 2. N. S. 1906.

A. Günther, Description of Ceratodus, a genus of Ganoid Fishes usw. Philosoph. Trans. of the Royal Society of London. Vol. 161. 1872.

R. G. Harrison, Über die Entwicklung der nicht knorpelig vorgebildeten Skeletteile in den Flossen d. Teleostier. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XLII.

— Die Entwicklung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier. Arch. mikr. Anat. Bd. XLVI. Bonn 1895.

W. A. Haswell, Studies on the Elasmobranch Skeleton. Proceed. of the Linnean Soc. of New South Wales. 1884. (1885).

C. J. Heckel, Über das Wirbelsäulenende bei Ganoiden und Teleostiern. Sitzungsber. d. mathem.-naturwiss. Kl. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. V. 1850.

H. A. Hindersson, Über die Schwanzflossenmuskulatur der Teleostier. Anat. Anzeig. Bd. XXXVI. 1910.

Huxley, Observations on the Development of some Parts of the Skeleton of Fishes. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. VII. 1859.

O. Jaekel, Neue Rekonstruktionen von Pleuracanthus sessilis und von Polyacrodus (Hybodus) Hauffianus. Sitzungsber. d. Gesellsch. Naturforsch. Freunde zu Berlin. 1906.

A. Kölliker, Über das Ende der Wirbelsäule der Ganoiden u. ein. Teleost. Leipzig 1860.

Th. Lotz, Über den Bau der Schwanzwirbelsäule der Salmoniden, Cyprinoiden, Percoiden und Cataphracten. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. XIV. Leipzig 1864.

P. Mayer, Die unpaaren Flossen der Selachier. Mitt. zoolog. Stat. Neapel. VI. 1886.

St. G. Mivart, Notes on the fins of Elasmobranchs. Transact. zoolog. Society London. Vol. X. 1879.

Aug. Müller, Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. Müllers Archiv 1853.

J. Ryder, An outline of a theory of the development of the unpaired fins of Fishes. Amer. Natural. Vol. XIX. 1885.

— On the origin of heterocercy and the evolution of the fins and fin-rays of Fishes. Annual Report Un. St. Comm. of Fish and Fisheries. Part 12. 1886.

W. Salensky, Die Entwicklungsgeschichte des Sterlets. Trav. Soc. Nat. Univ. Kasan. T. X. 1880. (Russisch). Recherches sur le développement du sterlet. Arch. biol. T. II. 1881.

— Die Entwicklungsgeschichte der unpaaren Flossen der Störfische. Annuaire du Mus. zoolog. de l'Acad. Imp. des sciences de St. Petersburg. IV. 1899. (Russisch).

J. Schaffer, Über den feineren Bau u. d. Entwicklung des Knorpelgewebes usw. I. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX. 1901.

A. Schneider, Beiträge z. vergl. Anat. u. Entw. d. Wirbeltiere. Berlin 1879.

H. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. I. Die Fische. 2. Aufl. Berlin 1854.

H. Strasser, Zur Lehre von der Ortsbewegung der Fische usw. Stuttgart 1882.

J. K. Thacher, Median and paired fins . . . (1877). Transact. of the Connecticut Academy. Bd. III. 1874—1878.

C. Vogt, Embryologie des Salmones (Agassiz, Hist. nat. des poissons d'eau douce d'Europe centrale). Neuchâtel 1842.

R. H. Whitehouse, The Caudal Fin of Fishes. Proceed. of the Royal Society of London. Series B. Vol. LXXXII. London 1910.

— The Caudal Fin of the Teleostomi. Proceed. of the zoolog. Society of London. 1911. (Diese Arbeit war mir im Original nicht zugänglich.)

Smith Woodward, Catalogue of the fossil Fishes in the British Museum. Part II, III. London 1891, 1895.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel I.

Fig. 1. *Lepidosteus osseus.* Skelet der Schwanzgegend; *sp*, unpaarige Knochenstäbe; *R*, Flossenträger; *OB*, Neuralbögen; *D*, Dornfortsatz (verschmolzene *OB*).

Fig. 2. *Heptanchus cinereus*, 26 cm lang. Vorderer Teil des Schwanzskelettes.

Fig. 3. *Scyllium canicula.* Schräger Querschnitt. Ein Radius der Rückenflosse und die entsprechenden Musculi radiales der Länge nach getroffen; *S*, fibroses Septum.

Fig. 4. *Chimaera monstrosa.* Ein Radius und die entsprechenden Muskeln in der zweiten Dorsalis längs geschnitten; *pr*, tiefe Muskel; *sup*, superficiale Muskel.

Fig. 5. *Acipenser stellatus.* Ebenso ein Schnitt durch die Dorsalis.

Fig. 6. *Acipenser.* Schematischer Frontalschnitt durch die Basis der Rückenflosse; *sup*, superficiale und *pr*, tiefe Muskel.

Fig. 7. Ebenso ein Schnitt durch eine hypothetische Übergangsform.

Fig. 8. *Amia.* Ebenso ein Schnitt stark schematisiert; *err*, *incl*, *depr*, Musculi erector, inclinator, depressor.

Fig. 9. *Sphyrna zygaena.* Ein Schnitt durch den vorderen Teil der Caudalis. Die Muskelbündel sind längs und die Knorpelfortsätze beinahe quer geschnitten.

Fig. 10. *Scymnus lichia.* Ebenso ein Schnitt durch das mittlere Teil der hypochordalen Caudalis.

Fig. 11. *Salmo salar.* Oberflächliche Schwanzmuskulatur. *M.itrr*, Musculi interradiales (plicatores); *fl.d.sup*, Musculus flexor dorsalis superior; *fl.v.inf*, Musculus flexor ventralis inferior.

Fig. 12. *Salmo salar.* Mittlere Schwanzmuskulatur. *L.M*, hypochordaler Längsmuskel; *pr.M*, proximale Muskel. In der Mitte drei besonders nicht bezeichnete Muskeln. Zu den Seiten zwei noch wenig differenzierte Portionen der Stammmuskulatur.

Fig. 13. *Salmo salar.* Tiefe Schwanzmuskulatur. Primäre Muskulatur: *fl.v*, Musculus flexor ventralis; *M.itrr*, Musculi plicatores; *pr.M*, proximale Muskel. Sekundäre Muskulatur: *L.M*, hypochordale Längsmuskel; *fl.d*, Musculus flexor dorsalis.

Fig. 14. *Lota lota.* Schwanzflosse eines jungen Fisches nach Sagittalschnitten rekonstruiert. *fl.v*, *fl.d*, Musculi flexores ventralis et dorsalis; *M.itrr*, Musculi interradiales; *hyp.L.M*, *ep.L.M*, hypochordaler und epichordaler Längsmuskel.

## Tafel II.

Fig. 15. *Protopterus annectens.* Muskulatur der Schwanzflosse.

Fig. 16. *Scymnus lichia.* Hypochordale Schwanzflossenmuskulatur.

Fig. 17. *Polypterus senegalus.* Oberflächliche Muskulatur. *err*, *depr*, Musculi erectores et depressores; *sup*, ein superficialer Muskel der Caudalis.

Fig. 18. *Polypterus senegalus.* Tiefe Muskulatur. Schwanzgegend und ein unmittelbar davorliegendes Stück der Dorsalis. *hyp*, primäre hypochordale Muskulatur; *L.M*, Längsmuskel; *pr*, ein tiefer Muskel der Caudalis.

Fig. 19. *Amia calva.* Eine Partie aus dem hinteren Teile der Dorsalis. *depr*, Musculus depressor; *err*, Musculus erector; *incl*, Musculus inclinator.

Fig. 20. *Lucioperca sandra.* Ein Stück aus dem hinteren Teile der Dorsalis.

Fig. 21. *Acipenser huso.* Oberflächliche Muskulatur der Schwanzflosse.

Fig. 22. *Acipenser Güldenstaedti.* Tiefe hypochordale Muskelschicht.

Fig. 23. *Lepidosteus platystomus.* Oberflächliche Muskulatur.

Fig. 24. *Lepidosteus platystomus.* Tiefe Muskulatur. *fl.v*, Musculus flexor ventralis; *L.M*, hypochordale Längsmuskel; *Itrr*, Musculus interradialis.

# Studien über das Gliagewebe der Mollusken.

## I. Teil.

## Lamellibranchiata und Gastropoda.

Von

Dr. **A. W. Jakubski.**

(Aus dem zoologischen Institute der Universität in Lemberg.)

Mit Tafel III—V.

»Das Problem der Neuroglia ist von jeher vor allem ein technisches gewesen«. Es sind Worte, die ich der Arbeit von E. Müller (26) entnommen habe, um zu zeigen, daß ähnlich wie in den Zeiten des Kampfes zwischen den Ansichten Golgis und denjenigen von Weigert über die Natur und Ausbildung der Glia, noch in unsern Tagen, obwohl wir schon mehrere Methoden zum Studium der Neuroglia besitzen, Anklänge an diesen Kampf nicht ganz erloschen sind. Ich will mich nicht eingehender mit der Literatur befassen, da dieselbe mehrere Male und auch neulich von Fieandt (5) angeführt wurde, sondern ich möchte nur eingangs mit kurzen Worten von möglichst allgemeinem Standpunkte die Frage fassen.

Dank verschiedenen Methoden, die als specifisch für die Darstellung der Glia anerkannt sind, bekommen wir Bilder, die miteinander nur schwer in Einklang zu bringen sind. Handelte es sich im Kampfe Golgi-Weigert unter anderm um die Tatsache, ob Weigertsche Strukturen, d. h. Fasern und plasmalose Kerne als komplete Bilder der Glia aufgefaßt werden sollten, so erweiterte sich nachher der Begriff der Glia immer mehr und jetzt herrscht in der Neurogliafrage der Wirbeltiere seit mehreren Jahren die Meinungsverschiedenheit, wie man die Plasmaleiber der Gliazellen schätzen soll, wie weit dehnen sie sich aus, was für Umrisse besitzen die Gliazellen und in was für einem Verhältnis stehen sie zu einander und zu den Weigertschen Gliafasern.

In dieser Hinsicht zeigten sich alle bisher angewandten Methoden bis auf die neueste Zeit unzulänglich. Es wurde zwar von Held das Cytoplasma der Gliazellen bei den Vertebraten gründlich erforscht und sogar schon früher von Hardesty der gemeinsame Connex der Gliazellen färberisch nachgewiesen und Glia als Syncytium angesehen; aber schon in der Natur der angewandten Färbemittel (Eisenhämatoxylin-Erythrosin), die durch die universelle Affinität zu den verschiedensten Strukturen gekennzeichnet sind, liegt der Grund, der den Leser auf diese Ergebnisse im gewissen Grade skeptisch macht. Allerdings einem so scharfblickenden Histologen wie Held ist es gelungen, auf dem Wege der nichtdifferenzierenden Methode, wunderschöne und, sagen wir gleich, tadellose Bilder zu bekommen. Aber es gab keine specifische Methode, die alle bis jetzt der Glia zugeschriebenen Elemente, d. h. Zellen mit total ausgeprägten Plasmaleibern und deren faserigen Derivaten von den nervösen wie auch fremden (Blut und Gefäße, Hüllen) Bestandteilen des Nervensystems färberisch zu isolieren imstande wäre.

Im Jahre 1910 erschien eine Arbeit von Fieandt (5), der eine Methode angibt, die in sich die Vorteile, plasmatische wie auch faserige Struktur der Gliazellen in ähnlichem Farbenton darzustellen, vereinigt. In der weißen Substanz des normalen Hundehirns sollen die Gliazellen in den nach der Fixierung in der Sublimattrichlor-Essigsäuremischung, nach dem Pranterschen Verfahren eingebetteten und mittels Mallorys Phosphorwolframsäure-Hämatoxylinlösung gefärbten Präparaten, sich als ein kontinuierliches Syncytium plasmatischer Natur, »das homogen oder wenigstens ohne auffallende Struktureigentümlichkeiten erscheint«, mit gut sichtbaren Gliafasern durch das ganze Nervensystem ausdehnen.

In den Fieandtschen Bildern also hat die Meinung, die schon früher von Hardesty und Held ausgesprochen wurde, ihren endgültigen Beweis gefunden, daß Glia als ein kontinuierliches Syncytialsystem angesehen werden muß[1].

Die Heldsche und Fieandtsche Arbeit müssen für die besten

[1] Im letzten Jahre erschien eine Arbeit von Möllgard (25), der durch die Färbung mittels Nilblau und Toluidinblau der durch plötzliches bis unter —20° C Erkalten konservierten, kleinen Stücke vom lebensfrischen Nervensystem, »intravital«, also ohne jede Kunstprodukte die Gewebe zu fixieren und färben sucht. Von den oben genannten Mitteln wird im Nervensystem nur Glia angegriffen, die sich zwar als engmaschiges Syncytium tief gefärbt entschleiert, aber es zeigen sich dabei gewisse Gerinnungs- und Schrumpfungserscheinungen, hervorgerufen durch die Wirkung der plötzlich eintretenden, enormen Kälte auf verschiedene Gewebsarten.

Belege der Erweiterung unsrer Begriffe über den Bau und die Zusammensetzung des Gliagewebes bei den Vertebraten gehalten werden; sie fallen entschieden mit meinen bisherigen Ergebnissen der Gliastudien bei den Evertebraten zusammen. Es ist mir gelungen klarzulegen, daß ähnlich wie bei den Vertebraten auch bei den Wirbellosen nicht nervöse Substanzen, von nicht fibrillärer Natur, die manchmal territorial sehr stark entwickelt sind, keine mesenchymatösen Zwischensubstanzen sensu stricto Bindegewebe, kein der Glia heterogenes und fremdartiges Gebilde darstellen, sondern der Glia als nicht fibrilläres Produkt der Gliazellen innig einzureihen sind.

Die Anwendung der Weigertschen und Bendaschen Gliafärbungsmethoden, die bisher als entscheidend und elektiv für die Darstellung des Gliagewebes bei den Wirbeltieren galten, auf die Untersuchung des Nervensystems nach der Existenz des Gliagewebes bei den Wirbellosen, läßt uns nicht nur bei verschiedenen Wirbellosengruppen die Existenz der Stützsubstanzen des Nervengewebes entdecken, sondern — was wichtiger erscheint — sie erlaubt uns auch, die auf diese Weise erkannten Strukturen mit den schon früher bei den Wirbeltieren beobachteten Bildern zu vergleichen und auf strenger Analyse fußend, konsequent zu gewissen Verallgemeinerungen zu schreiten.

Bisher wurde von andern Forschern zur Darstellung des Gliagewebes bei den Evertebraten die Eisenhämatoxylinmethode fast ausnahmslos angewendet; dieses Verfahren führt aber irre, denn das Gliagewebe kommt hierdurch nur teilweise zum Vorschein, — nämlich nur seine gröberen Bestandteile: Gliafasern und Gliakerne, viel seltener schon das sie umhüllende Gliazellenplasma, werden tingiert; die ganze feinere Struktur dagegen: die Ausbildung der so reichlich und mannigfach geformten Füllmasse wird gar nicht oder ausnahmsweise ganz schwach angedeutet.

Es ist ja klar, daß unter solchen Umständen, als bloß die Eisenhämatoxylinmethode das einzige Mittel zur Darstellung der fibrillären, nicht nervösen Struktur im Nervensystem der Evertebraten lieferte, keine auf fester Basis ruhende Anhaltspunkte zum Vergleichen der oben erwähnten Strukturen mit denjenigen der Wirbeltiere zu finden waren. Allerdings, die Eisenhämatoxylinmethode erweist beim Untersuchen der Wirbeltiere wie auch der Wirbellosen, da sie als Kontrollmethode ganz leicht und sicher gehandhabt werden kann, nicht zu unterschätzende Dienste. Nichtsdestoweniger wäre es unzweckmäßig beim Vergleich der Strukturen, die sich auf diese Weise schwärzen,

sich auf diese Methode allein zu stützen und sie als entscheidenden Faktor für weitgehende Urteile zu nehmen.

Und bisher wurde die ganze wirbellose Welt auf die Existenz des Gliagewebes im Nervensystem (Joseph, Holmgren, Schneider, Held) — vielleicht die Apáthysche Nachvergoldungsmethode ausgenommen, die leider aber nicht nachzuahmen ist — nur mittels der Eisenhämatoxylinmethode geprüft. Es existierte also eine große Kluft zwischen dem, was man bei den Wirbeltieren mit dem Namen der Neuroglia (Bethes Füllnetz, Helds Gliareticulum) belegt hat und zwischen dem, was man bei den Evertebraten als ectodermale Neuroglia oder interstitielles Hüllgewebe mesodermalen Ursprungs, gedeutet hat. Im allgemeinen homologisierte man in den Fällen, wo man den Evertebraten das Gliagewebe zugeschrieben hat, es nur teilweise und nur bei manchen Tiergruppen mit der Vertebratenglia. Man setzte nämlich bloß die Kerne und die grobfibrilläre Struktur (Gliafasern) als äquivalente Gebilde der eigentlichen Neuroglia.

Wie gesagt aber, sind diese Bilder, die bloß auf Eisenhämatoxylin beruhen, als unvollständige Bilder zu bezeichnen, da speziell die fein- und nichtfibrilläre Struktur hier nicht zum Vorschein kommt.

Erst spezielle Methoden, wie das Bendasche Verfahren und hauptsächlich jenes von Weigert, auf die Untersuchung der Wirbellosenglia verschiedenerlei angepaßt, ermöglichen uns, im einheitlichen Lichte die bisher als von verschiedener Herkunft und von verschiedenem morphologischen Werte gehaltenen Gebilde als zusammengehörende homologe zu betrachten.

Bevor ich aber zur Detailbesprechung meiner Ergebnisse übergehe, möchte ich vorläufig folgende allgemeinere Ansichtspunkte äußern, ohne mich in die Einzelheiten, die bei verschiedenen Tiergruppen stärker oder schwächer auftreten, einzulassen.

1) Bei allen Tieren, die mit einem centralisierten Nervensystem (Ganglienknoten, Ganglienleiste) versehen sind, ist das Gliagewebe ausgebildet.

2) Das Gliagewebe ist also der integrierende Bestandteil des Nervensystems höher organisierter Tiere.

3) Die Art und die Intensität der Ausbildung, der histologische Bau des Gliagewebes können bei verschiedenen Tiergruppen allerlei Modifikationen, die nur in gewissen Grenzen zu fluktuiren imstande sind, unterliegen.

4) Bei einem und demselben Organismus kann das Gliagewebe in verschiedenen Körpergegenden, in verschiedenen Ganglien — wie

auch Ganglionabschnitten lokalen Änderungen ausgesetzt sein, so daß manchmal die Ausbildung des Gliagewebes bei einem Organismus an einer bestimmten Stelle an diejenige bei einer entfernten Tiergruppe lebhaft erinnert.

5) Das eigentliche Bauelement der Glia bilden die Gliazellen (Matrixzellen) mit ihren Differenzierungen, die im großen ganzen in zweifacher Richtung fortschreiten. Den Endpunkt des ersten Prozesses bildet die grob- oder feinfibrilläre Struktur (Gliafibrillen und ihre Zusammensetzung — Gliafasern), als Endstadium des andern gilt die Produktion der Füllmasse (Grundsubstanz, interstitielle Zwischensubstanz für nervöse Elemente), die die alveoläre, fein netzartige, manchmal sogar gallertige, membranöse oder feinfibrilläre Beschaffenheit aufzuweisen vermag.

6) Über die Herkunft des Gliagewebes bei den Evertebraten kann man nur in Ausnahmefällen berichten, da sie bis jetzt so gut wie ganz unerforscht ist[1]).

Ich will damit diese kurze Auseinandersetzung, die ich später einer allgemeineren Besprechung vorbehalte, abschließen und ich wende mich jetzt zur Darstellung der Ergebnisse, die mir beim Untersuchen der Acephalen und Gastropoden zu teil wurden.

Als Beobachtungsmaterial dienten mir aus der ersten Gruppe die Genera: *Anodonta* und *Pinna*, — aus der andern *Helix pomatia* und *austriaca*, *Limnaeus stagnalis* und *auricularis*, *Planorbis corneus*, *Arion empiricorum*, *Limax agrestis*, *Paludina vivipara*, die Seeschnecke *Aplysia* und eine große, der mittelafrikanischen Fauna angehörende, von mir erbeutete *Achatina*.

Wie oben angedeutet, habe ich hauptsächlich drei Methoden verwendet: die Eisenhämatoxylin-, die Bendasche und die Weigertsche Methode. Das Bendasche Verfahren aber hat sich nicht so vorteilhaft wie bei den Hirudineen nach meinen früheren Untersuchungen, bewährt; ich kann auch nicht stillschweigend daran vorübergehen, daß Bielschowskys und Cayals Imprägnationsmethoden in verschiedenen Modifikationen sich hier unzulänglich erwiesen, was um so interessanter erscheint, als sie mir bei der nahe verwandten Gruppe der Mollusken (Cephalopoden) ausgiebige, ja die besten Bilder lieferten. Am vorteil-

[1] Es mag sogar sein, daß sich den früh angelegten ectodermalen Gliaelementen auch mesodermale Gebilde anschließen; es wäre hier also eine Art von Konvergenz zu beobachten, wie die Nachkommen zweier verschiedener Keimblätter, die sich in denselben Lageumständen befinden, sich denselben physiologischen Leistungen anpassen und denselben morphologischen Wert erhalten.

haftesten erwies sich die Weigertsche Methode in der von Benda angegebenen Paraffinmodifikation, wovon ich schon anderswo (19) als von einem ausgezeichneten Gliafärbungsmittel berichtet habe. Leider bin ich nicht imstande anzugeben, wann und wie die besten Resultate bei den Mollusken zu erzielen sind. Die Methode scheint sehr kapriziös zu sein, abgesehen von der Schwierigkeit des technischen Verfahrens, da manchmal Präparate, die genau auf dieselbe Weise, in derselben Zeitdauer der Einwirkung derselben Lösungen ausgesetzt waren, tadellos — andre dagegen unbrauchbar waren. Nicht selten wurden ganze oberflächliche Partien der Ganglienzellen mitgefärbt, was jede Möglichkeit des Einsehens in die dortige Gliastruktur raubte.

In gut gelungenen Präparaten ist die Füllmasse auf dem schwach gelblichen Untergrunde, der von den Nervenelementen eingenommen ist, leicht bläulich gefärbt, mit schärfer oder schwächer je nach der Dicke hervortretenden tiefblauen Gliafibrillen.

Der Detailbesprechung schicke ich eine kurze Auseinandersetzung über die Natur der Füllmasse voraus. Während Held das Gliareticulum, d. h. die eigentliche netzförmige Füllmasse für Differenzierungsprodukt der Gliazellen hält, ist nach Fieandt das ganze Gliasyncytium rein plasmatischer Natur.

Ich kann zwar die Richtigkeit der Fieandtschen Anschauungen direkt nicht kurz und gut bezweifeln, da ich mit seiner Methode nicht gearbeitet habe, aber ich kann nicht umhin, die Aufmerksamkeit des Lesers auf einige Momente, die für die Richtigkeit meiner Anschauungen zu sprechen scheinen, zu lenken.

Von Fieandt werden als Beweise zugunsten seiner Anschauung aufgeführt: Es bläut sich homogen die in Rede stehende Substanz wie in der Nähe des Kernes, so auch weit von ihm, sie umhüllt die Kerne und — fügen wir auch gleich hinzu — die Gliafasern. Auf diese Weise sind die Gliazellen mit ihren Plasmaleibern unter einander innig verschmolzen; man kann sich also eine Gliazelle als eine nicht reell existierende Einheit darstellen — man kann sich eine isolierte Gliazelle nur aus dem gemeinsamen Verbande herausgerissen denken. Das Territorium, die Größe und Gestalt einzelner Gliazellen kann man nur angeblich, willkürlich angeben.

Ja! Es hängt der Begriff der Zelle, wie auch des Plasmas von der Physiologie ab; da wir aber in diesem Falle keine annähernden Werte besitzen, wie weit die Lebensfunktionen der Gliazellen sich ausdehnen, da wir weiter bis jetzt nicht im klaren sind, was für Funktionen sich im Gliagewebe abspielen, so bleibt uns nur der histologische Weg übrig,

mittels der Färbungsempfindlichkeit des Plasmas und seiner Derivate die Vielgestaltigkeit in der angeblichen Einartigkeit zu erforschen.

Fieandt selbst gibt zu, was übrigens klarer aus seinen Zeichnungen und Photographien einleuchtet, daß es Zellen gibt, deren Kern von einem Mantel dunkel gefärbten Plasmas halbmondförmig umgeben ist. Die andre übrige, die weitaus größte Masse ist homogen, lamellös, schwach blau tingiert.

Meines Erachtens — ich wiederhole, ich kritisiere bloß die Arbeit, nicht die Methode und die Präparate, die ich ja nicht gesehen habe — haben wir hier, was übrigens schon von Müller (26) bei niederen Wirbeltieren außerordentlich klargelegt wurde und, was ja schon mehrmals sogar von den höchst organisierten Vertebraten (Rubaschkin, Krause) dargestellt wurde, mit kleinen, multipolaren, unregelmäßig verzweigten Zellen zu tun, die grundsätzlich keine Verbindungen miteinander eingehen, ausgenommen, falls die Zellen in unmittelbarer Nähe gelegen sind (dann anastomosieren sie öfters mit ihren Plasmaleibern, was auf den genetischen Grund zurückzuführen ist). Das eigentliche Zellplasma ist bloß auf die unmittelbare Nähe des Zellkernes beschränkt, wo es sogar mit den banalen Farbstoffen zum Vorschein kommt; alles andre aber, das sich mittels dieser Methode als homogene, lamellöse Grundmasse leicht bläut, ist ein spezielles, im Sinne Heidenhains metaplasmatisches Differenzierungsprodukt von einer besonderen chemischen Beschaffenheit. In diesem Sinne soll man dieses interstitielle Gewebe, dieses Gliareticulum Helds, nehmen, das bei den Wirbeltieren wie auch bei den Wirbellosen, überall da, wo Gliazellen sich vorfinden, existieren muß! Diese »Füllmasse« läßt sich außerordentlich schwer färben. So z. B. bei den Hirudineen tingiert dieselbe Methode (Parafin-Weigert) bloß die Fasern, während die Füllmasse nur unter günstigsten Umständen darzustellen ist. Daß also »Füllmasse« etwas ganz andres wie Cytoplasma selbst ist, erhellt daraus, daß es äußerst selten mit Färbemitteln Verbindungen eingeht, daß es auf weiten Strecken gänzlich homogen, ohne jede sichtbare, körnige oder fibrilläre Struktur erscheint, und allmählich, ohne scharfe Grenzen zu bilden in die Struktur des eigentlichen, stark gefärbten Zellplasmas übergeht.

In dieser homogenen Grundmasse liegen die Neurogliafasern eingebettet. Diese sind starre Gebilde, die als dickere oder dünnere Bündel feiner, kaum unter der Immersion sichtbarer Primitivfibrillen dahinlaufen, die sich baumartig zu verästeln scheinen (in Wirklichkeit aber sind es keine Verästelungen, sondern Spaltungen der Bündel).

Die Gliafibrillen sind starre, glatte, überall gleich dicke Fädchen, die nirgends mit einander verwachsen. Jede Fibrille ist für sich ein Individuum. Das, was sie in Bündel zusammenkittet, ist dieselbe Substanz, die ringsum überall die Fibrillen begleitet. Speziell bei den Mollusken sind diese Verhältnisse klar zu sehen, da die Sekundärbalken oder Fasern nicht so stark wie sonst gebildet sind, und die Individualität der Fibrillen in ihrem unumschränkten Verlaufe stärker wie sonst ausgeprägt ist.

Die Gliafasern laufen, wenigstens bei allen von mir untersuchten Evertebratengruppen niemals nackt, sondern sie sind vorwiegend von einem membranösen Mantel der »Füllmasse« umhüllt.

Wie entsteht diese Substanz? Ist sie durch direkte Umwandlung der oberflächlichen Schichten (Exoplasma) des Zelleibes entstanden, während die Zellen nach den Teilungen immer weiter auseinanderweichen — oder ist sie als bloße Ausscheidung der lebenden Zelle zu deuten, — das sei vorläufig dahingestellt. Allerdings ist die Grenze zwischen dem eigentlichen Plasmaleibe, der noch während der Jugendstadien der Tiere, wenigstens bei manchen Evertebraten (Hirudineen, Oligochaeten) direkt in der Nähe der Kerne die Weigertschen Gliafasern hervorwachsen läßt, — und der umgebenden Füllmasse, nur aus praktischen Gründen zu ziehen. In Wirklichkeit existiert die Grenze nicht, sie hat also etwas willkürliches an sich, da die Füllmasse auf breiten Streifen ganz unmerklich in das Plasma übergeht. Sie ist also wie das Zellplasma, ein ebenso wichtiges, konstituierendes, lebendiges Baumaterial der Gliasubstanz. Sie ist mit andern Worten solche Grundsubstanz, wie wir sie bei verschiedenen Arten des Bindegewebes seit langem kennen. Es ist eine Art von Intercellularsubstanz, die homogen und strukturlos bei allen bisher angewandten Reagentien erscheint und alle Lücken, die von Nervenelementen frei gelassen sind, ausfüllt. Die in dieser Grundmasse liegenden Gliazellen produzieren peripheriewärts die immer weiter sich ausbreitende Füllmasse und Gliafibrillen. Was für eine Konsistenz diese Grundmasse besitzt, kann ich nicht sagen, da wir der direkten Beobachtung in vivo entbehren, nichtsdestoweniger sind wir mittelbar imstande die Natur und Konsistenz dieser Masse annähernd zu erschließen. Wo nämlich durch äußere Einflüsse das Nervensystem mechanisch stärker oder schwächer beeinflußt wird, reagiert es entsprechend durch die Natur seines Baues und die Konsistenz seiner Bestandteile. In den sich kontrahierenden und lang ausziehbaren Abschnitten des centralen wie auch peripheren Nervensystems bildet sich

ein komplizierter Schutz für die weichen, leicht verletzbaren, feinen Nervenelemente. Speziell in den Abschnitten, die durch Druck und Kontraktion stark beeinflußt werden, muß diese schützende Füllmasse entsprechend stark ausgebildet sein. Mit Hilfe der fibrillären Differenzierungen baut sie ein stärker oder schwächer ausgeprägtes Gliagerüst in der Form von Netzen und Septen auf, die z. B. im Fühlernerven der Heliciden, äußerst stark entwickelt sind. Man ist also gewissermaßen berechtigt zu vermuten, obwohl wir keine direkten Tatsachen besitzen, daß die Füllmasse eine derbe, membranöse, durch in ihr hinziehende Gliafasern wesentlich verstärkte, blattartige Bildung darstellt.

Es besteht demnach die Glia aus den Gliazellen und aus deren Derivaten: der membranösen, fetzigen Grundmasse und den Gliafasern. Beim erwachsenen Organismus wären also drei Gliabestandteile zu unterscheiden. 1) Zellen in Form von Kernen mit stärkerem oder schwächerem Plasmabelag, der sich manchmal fast vollkommen für die Ausbildung der 2) Grundsubstanz, so daß die Kerne als freie, plasmalose Kerne in der Füllmasse zu liegen kommen, und 3) der Gliafibrillen verbraucht.

Es ist leicht daraus zu ersehen, daß wir der Glia denselben morphologischen Wert, wie allen andern Gewebearten zuschreiben müssen. Glia ist ein echtes Gewebe. Schon vor 20 Jahren hat sich E. Müller bemüht, dies zu begründen; aber erst jetzt sind wir durch die Entdeckung der gliösen Interzellularsubstanz in den letzten Jahren voll berechtigt, die wahre Natur der Glia zu enthüllen. Es ist ein Gewebe, das in morphologischer Hinsicht nahe an die Bindesubstanzen und zwar an die Stützsubstanzen, wie Knochen- oder Knorpelgewebe herankommt; freilich die Konsistenz und Ausbildung des Gliagewebes sind ganz eigenartig, aber seine Zusammensetzung und elementarer Bau erinnern lebhaft an Bindegewebe. »Ectodermaler Ursprung — bindegewebiger Bau« kennzeichnen schon nach Weigerts Worten die Glia. Das erste kann ich als ein für alle Tiergruppen geltendes Prinzip nicht aufstellen, da wir bis jetzt über die Genese der Glia bei den Wirbellosen nicht genügend unterrichtet sind; aber desto schärfer möchte ich auf Grund der vorliegenden Studie das andre betonen. Wenn wir die Bilder des Gliagewebes bei verschiedenen Tiergruppen mit denen der primitiveren Strukturen des Bindegewebes vergleichen, so werden wir gleich durch die unglaubliche Ähnlichkeit der Außengestalt der einzelnen Elemente und ihre gegenseitige Anordnung verblüfft. Da nämlich, (außer ganz spärlichen Resten von Bindegewebe, die mit

den Blutgefäßen (Cephalopoda) in das Nervensystem einwachsen), der ganze fibrilläre Stützbau, wie auch die schwammartige Füllmasse, was in allen Organsystemen von verschiedenen Arten des Bindegewebes geleistet wird, im Nervensystem aus Gliagewebe besteht — so haben wir also nicht nur einen exakten, morphologischen Grund, sondern auch physiologische Ursachen, die uns zur Annahme des Begriffes Gliagewebe zwingen.

### Anodonta.

Bündig angegebene, aber exakt ausgeführte Untersuchungen von Bochenek (1) bildeten bis jetzt das einzige Studium über die Glia bei Lamellibranchiaten. Es wurden zwar schon früher gewisse Einzelheiten entdeckt, die zum Gebiete der uns interessierenden Frage, des histologischen Baues der Ganglien und peripheren Nerven, gehören, aber der Unzulänglichkeit der in Anspruch genommenen Methoden ist es zuzuschreiben, daß die Ergebnisse dieser Arbeiten weit zurückbleiben. Es sei der Arbeiten von Rawitz (29) und Freidenfelt (8) gedacht. Die Existenz der nicht nervösen Elemente im Centralnervensystem von *Anodonta* wird vom ersteren schlechtweg geleugnet, von dem andern aber wurden in gewissen Gegenden der Ganglien die Gliazellen richtig erkannt; der einfachen Karmintinktion aber wegen blieb es ihm versagt, näher in die Kenntnis der Natur der Gliazellen einzudringen, da sich bloß die Kerne der Gliazellen tingierten; der Plasmaleib dagegen und die fibrilläre Struktur blieb ihm gänzlich unbekannt. Obzwar also die Einführung der Bezeichnung Glia bei *Anodonta* als Homologon dieser Zellenart bei den Vertebraten Freidenfelt zuzuschreiben ist, war doch Bochenek der erste, der die fibrilläre Natur der Glia als Stützsubstanz bei *Anodonta* klar darstellte.

Die Beschreibung Bochenecks von dem Verlaufe der Gliazellen rings um die Nervenzellen, in deren Plasmainnere sie nicht einwachsen, wie dies die Holmgrensche Theorie allgemein postuliert, in der Gangliencentralfasermasse, sowie auch in den Commissuren und peripheren Nerven, bestätigen meine Befunde für einzelne Punkte.

Es bleibt mir aber die Vervollständigung der Bochenekschen Arbeit durch den Nachweis der Existenz und der Differenzierungsweise des Plasmas wie der Füllmasse übrig.

Von Bochenek werden auch fremdartige Gebilde in den Bereich der eigentlichen Glia eingezogen; Zellen der Neurilemmscheide, die von außen das ganze Centralnervensystem bedeckt, sollen nämlich mittels langer faseriger Plasmaausläufer, die größtenteils auf die Außen-

fläche des Neurilemmas beschränkt sind, in das Ganglioninnere einwachsen und hier mit autochthonen Gliafasern zusammen verschmelzen.

Meine Beobachtungen aber stehen mit diesen Befunden nicht im Einklang. Ich bin geneigt anzunehmen, daß bei Mollusken, ebenso wie bei andern Evertebratengruppen, die Neurilemmscheide samt allen in ihr eingeschlossenen Zellen ein der Glia durchaus fremdes Gebilde darstellt, da es einerseits genetisch anders angelegt wird und anders sich entwickelt, anderseits es mir nicht einmal gelungen ist, solche faserige oder plasmatische Einwüchse der Neurilemmzellen in das Ganglion- und Nerveninnere und vice versa zu beobachten.

Wenden wir uns der Besprechung einzelner Gegenden des Nervensystems zu.

Alle drei Ganglienpaare unterscheiden sich, was die Struktur ihrer Elemente anbelangt, voneinander ganz wenig. Dies bezieht sich hauptsächlich auf die Pedal- und Visceralganglien, da nur in den Vorderpartien der Cerebralganglien durch die Anhäufung ganz kleiner Nervenzellen eigenartige Verhältnisse zu finden sind.

Im Bereich der Ganglienzellschicht aller Ganglienarten wurde die Lage und die Ausbildung der Gliazellen mit ihren faserigen Differenzierungen von Bochenek trefflich geschildert. Dies habe ich dahin zu ergänzen, daß Verästelungen[1] der Gliafasern sehr selten zum Vorschein kommen, viel seltener als bei den Gastropoden, wie wir es weiter unten sehen werden. Dünne Fasern laufen gerade, ungeschlängelt, manchmal auf weiten Strecken gut sichtbar; an das Neurilemm angelangt, durchwachsen sie es nicht, wie dies Bochenek angibt, sondern setzen sich ihm entweder hier an, indem sie mittels schwacher, konischer Aufpinselungen endigen oder biegen um, laufen dicht unter der Neurilemmhülle tangential hin und tragen ebenso wie bei den Würmern zur Bildung der hier übrigens schwach angedeuteten, stärker aber in den Connectiven und Seitennerven hervortretenden Membrana gliae superficialis bei.

Phot. 1 und 2 stellt uns einen Querschnitt durch das Ganglion viscerale von *Anodonta* dar. In der grauen Substanz sind einige Gliakerne zu sehen (Gliaplasma ist infolge der Anwendung von Eisenhämatoxylin nicht aufgetreten), ähnlich sind im Neuropil einige Gliakerne zerstreut. Äußerst klar treten hier aus dem Bereiche der Nervenzellen dicht gedrängte Gliafasern, die ungeschlängelt, ohne Verästelungen zu bilden, der Mitte der Centralfasermasse zustreben.

[1] Ich erinnere daran, was ich als Verästelung der Gliafasern meine.

Im Neuropil sind die Gliafasern nicht zahlreich — ja, man kann sagen, der ganze faserige Stützbau im Neuropil ist bei *Anodonta* besonders schwach entwickelt. Solche Bilder, die uns Phot. 2 veranschaulicht, zeigen uns schön fibrilläre Gliaformation. Die Fasern laufen größtenteils strahlenförmig dem Ganglioninnern zu, nur selten unter spitzen Winkeln sich kreuzend; es ist also klar, daß es zu keinen, auch nur schwach angedeuteten fibrillären Gliascheiden rings um die Achsencylinder kommt. Ja, die Verflechtungen der Gliafasern im Neuropil scheinen in ihrem Verlauf auf keinerlei Weise von den Nervenelementen beeinträchtigt zu sein.

Anders aber verhält sich zu den Nervenelementen die Füllmasse. Während uns das Eisenhämatoxylin nur Gliakerne und -fibrillen darstellen läßt, können wir mittels der Weigertschen Methode bei *Anodonta* das Gliagewebe in seiner ganzen Ausdehnung und in allen Einzelheiten färberisch isolieren. Das Weigertsche Verfahren zeigt unzweideutig, daß bei *Anodonta*, wie auch bei den Schnecken, das weitaus überwiegende Bauelement der Glia, das durch sein massenhaftes Auftreten eigentümliches Gepräge dem ganzen Gewebe verleiht, die Füllmasse ist. Im Neuropil von *Anodonta*, was auch im großen ganzen für die Schnecken gilt, ist die Füllmasse als schwammiges, schwach blaugefärbtes Gewebe, entwickelt; auf den Schnitten tritt sie in der Form eines Netzes auf, dessen Maschen verschieden groß, manchmal außerordentlich klein, sogar unter der Immersion kaum zu sehen sind; anderswo läßt sie größere Strecken gänzlich frei. Dies sind keine Kunstprodukte, die auf eine stellenweise hervortretende Färbung zurückgeführt werden können, da unter stärkeren Vergrößerungen man deutlich sieht wie mancherorts, hauptsächlich gegen das Neuropilcentrum die Maschen des Glianetzes immer lockerer und größer werden, sich nicht mehr schließen, bis stellenweise ganz große Räume von ihnen undurchwoben bleiben. Auf den Querschnitten macht es den Eindruck, als ob die Füllmasse eine mit zahllosen Öffnungen, durch welche Nervenfasern hindurchgehen, versehene, gefensterte Membran wäre.

Die Füllmasse bildet also im Neuropil eine Substanz von spongiöser Beschaffenheit, die das ganze Ganglioninnere von außen her durchwebt; in der corticalen Partie, wo die Ganglienzellen liegen und in den peripheren Partien des Neuropils ist sie stärker entwickelt, mit reichlicherer Kernen- und Fasernansammlung, — je näher aber dem Ganglioncentrum, desto lockerer wird dieser Bau und gleichzeitig nimmt auch die Zahl der Gliakerne und -fasern ab. Im eigentlichen

Neuropil, wo einzelne Nervenfasern (sens. str. Fibrillen), und ihre Bündel, die sich in verschiedensten Richtungen kreuzen, ein dichtes Gewirr bilden, bleibt in inniger Relation damit die Verlaufsweise, Dichte und Größe der Gliamaschen, die so unregelmäßig verlaufen, daß eine Schematisierung dieser Gebilde direkt ausgeschlossen erscheint.

Es sind demnach[1] im Neuropil der Mollusken, was auch für andre Tiergruppen maßgebend ist, zwei Syncytialsysteme zu unterscheiden. Das eine ist nervösen Charakters; es besteht aus dem Axoplasma der im Neuropil verlaufenden Ganglienzellausläufer, die durch wiederholte Teilungen und Zusammenfließen ein kontinuierliches syncytiales Netz bilden. Im Innern dieses Netzwerkes, gänzlich in das Axoplasma eingebettet und dadurch isoliert, verlaufen geflechtartig die reizleitenden Nervenfibrillen. Alle von dem Nervennetze freigelassenen Räume füllt das gliöse syncytiale Schwammgerüst, die Füllmasse, das an verschiedenen Stellen des Neuropils ungleichmäßig stark entwickelt ist. Im Innern dieses Netzes verlaufen die Geflechte der stützenden Gliafasern, die also in keiner direkten Beziehung zu den nervösen Elementen stehen.

Die Struktur der Ganglienfüllmasse geht allmählich in diejenige der Connective und Seitennerven über. Wie aus der Phot. 3, die aus einem Schrägschnitt durch die Ansatzstelle eines Connectives verfertigt ist, ersichtlich, verlaufen in der oben liegenden Partie (die weiter vom Ganglion entfernt war) einzelne Gliafasern strahlenförmig gegen die Nervenmitte (was mehr oder weniger stark angedeutet ist), während in der unteren Photographiehälfte noch die Gliafibrillen ihre unregelmäßige, wohl nicht ganz richtungslose Anordnung bewahren, die dem spongiösen Bau der Hüllmasse in diesem Gebiet entspricht.

Hätten wir an dieser Stelle einen Längsschnitt geführt, so wäre zu sehen, ähnlich wie bei den Würmern, wie aus dem unregelmäßigen Verlaufe die Gliafasern sich emanzipieren, und wie sie, indem sie sich reihenweise anordnen, von der Peripherie gegen das Centrum strahlenförmige Septen formen. Dieses charakteristische Gepräge, das die Nerven der meisten Wirbellosen von denen der Wirbeltiere unterscheidet, daß nämlich in den Bereich der Nervenbahnen keine bindegewebigen Septen einwachsen, die das Nervenganze in immer dünnere

[1] Darüber sind mehrere Details weiter unten beim Besprechen der Schneckenglia angegeben.

Nervenbündel einteilen, tritt bei *Anodonta*, wie auch bei den andern Molluskengruppen scharf hervor. Die Stelle des Bindegewebes nimmt hier die Glia ein, die sich in den Nerven im Vergleich mit der Ausbildungsintensität der Glia im Ganglion durch außerordentliche Fülle der Fasern und Kerne kennzeichnet.

Bei *Anodonta* sind aber im Vergleich zu den Schnecken die Weigertschen Fibrillen schwach in den Septen angehäuft; sie werden gewöhnlich in dickere, glatte, einheitlich aussehende Fäden zusammengekittet (Fig. 2).

Die Gliazellen liegen hauptsächlich an der Peripherie der Nerven wie der Connective und sind speziell an ihrer Ansatzstelle, wo sie aus dem Ganglion entspringen, am reichlichsten versammelt. Die hier gelegenen Gliazellen zeichnen sich durch bedeutendere Größe vor den übrigen aus; ihr multipolarer Plasmakörper ist leicht mittels der gewöhnlichen Färbemittel zu beobachten. Dies gab den früheren Forschern (Freidenfelt, Bochenek) Anlaß, sie für multipolare Ganglienzellen zu halten. Für ihre gliöse Natur aber spricht entschieden die chemische Beschaffenheit, sich mit der Weigertschen Methode färben zu lassen, wie auch ihre morphologische Ausbildung, fibrilläre Beschaffenheit und territorielle Ausbreitung.

Hand in Hand mit der septenartigen Gruppierung der Gliafibrillen geht die Umordnung der Füllmasse vor sich. Der Verlauf der Maschen dieses Netzes hängt innig mit dem Verlauf der Nervenfasern zusammen. An den Austrittsstellen der Nerven und Commissuren, wo sich aus dem syncytialen Gewirr des Neuropils einzelne Nervenfasern herausbilden, nimmt die Füllmasse die Form von membranösen Bildungen an, die sie manschettenartig umfassen, so daß die Nervenfasern in idealen gliösen Isolationsröhren zu liegen kommen. Mit andern Worten die Umwandlung der Füllmasse in das zusammenhängende, syncytiale System der parallel zueinander verlaufenden Tuben hängt von dem regulären parallelen Verlauf der Nervenfasern ab. Anfangs, d. h. in den Nervenwurzeln vollzieht sich diese Umwandlung in den oberflächlichen Partien der Nerven, wo dadurch auch die starke Membrana gliae superficialis zustande kommt: Die Gliafasern setzten sich pinselartig der Neurilemmhülle an, oder verlaufen ähnlich wie bei den Würmern dicht unter ihr tangential. Der weitgrößte Teil der Gliafasern läuft aber strahlenförmig von der Peripherie gegen die Nervenmitte; je weiter vom Ganglion gelegene Schnittserien wir durchmustern, desto augenfälliger werden diese Septen, desto stärker, dicker und tiefer eingewachsen erscheinen sie.

Auf den centralwärts gelegenen Spitzen dieser Septen, wie auch in ihrem ganzen Verlaufe, was gut auf den Nervenquerschnitten zu sehen ist, zweigen sich einzelne Gliafasern ab, die sich umbiegen und immer kleinere Septen bilden, bis sie das nervöse Syncytium des Neuropils in eine gewisse Anzahl völlig isolierter, parallel verlaufender Nervenfasern differenzieren. Zwei Momente unterscheiden also die Struktur des Neuropils bei den Mollusken von jener der Nerven. 1) Das nervöse plasmatische Syncytium des Neuropils hört in den Nerven auf, indem es in isolierte echte Nervenfasern zerlegt wird. 2) Im Neuropil bildet bloß die interstitielle Füllmasse das einzige Isolationsmittel für die Nervenelemente, denn die spärlich vorhandenen Gliafibrillen nehmen keinen Anteil am Bau der Hüllen, während in den Nerven und in den Commissuren die Gliafasern daran beteiligt sind, da jede Nervenscheide von den Gliasepten eine Anzahl von Fibrillen erhält, die sich rings um die Nervenfaser manschettenartig anlegen.

## Gastropoda.

### I. Ganglienzellenschicht.

Der erste, der im Centralnervensystem der Schnecken Gebilde, die heute als Glia gedeutet werden, beschrieben hat, war H. Schultze (35). Aber das, was einartig ist, erschien ihm verschieden. Die Gliasepten in den Nerven hielt er für Einfaltungen, richtiger Einwucherungen der Neurilemmhülle ins Nerveninnere und die weit in den Nerven verbreiteten Gliazellen für bipolare Nervenzellen.

Später erschienene Arbeiten über das Nervensystem der Mollusken bewegten sich entweder auf dem vergleichend-anatomischen Hintergrunde, während sie die schwer zu lösende Frage der Zusammensetzung der Centralfasermasse unberücksichtigt ließen oder — seit der ersten Rohdeschen Arbeit — sie gingen, wenn wir bloß die uns interessierende Frage des Gliagewebes im Auge behalten, auf das spezielle Gebiet des gegenseitigen Verhaltens der Glia und der Nervenzellen über, anders gesagt, auf die Frage der morphologisch-topographischen Verhältnisse der Glia in der grauen Substanz des Centralnervensystems der Gastropoden.

Es erschien schon im Jahre 1886 eine ausführliche Arbeit über das Nervensystem der Würmer (auch der Mollusken wurde gedacht) von Haller (9), deren Befunde vom Verfasser bis jetzt für richtig erklärt werden, was aus seinen späteren Arbeiten (10, 11, 12) hervor-

geht; bei den Mollusken soll, was der Verfasser mit Rawitz (29) im Einklang betont, keine Glia existieren. Rings um die Nervenzellen liegt nach ihm ein zellenloses (!) Bindegewebe, sogar ohne Zellkerne (!), das die Nervenzellen kapselartig umhüllt.

Der erste, der darüber sich äußerte, war Fr. Nansen, dessen Arbeit (27) mir bloß in der deutschen, verkürzten Ausgabe zugänglich war. Bei den verschiedenen Gruppen der Evertebraten hat er die Scheide rings um die Nervenzellen mit dem Namen »Neurogliasubstanz« bezeichnet, »da es dieselbe Substanz ist, welche die Neuroglia der Wirbeltiere bildet«[1]. Er sieht in den Ganglienzellen des Hummers »ein Netzwerk von plasmatischen Fasern — und diese Fasern haben sogar das Aussehen, als ob sie von den Neurogliascheiden ausgehen könnten, da sie so innig mit diesen verbunden sind, daß es ganz unmöglich ist, zu sagen, wo die einen aufhören und die andern beginnen. Ein solches Netzwerk ist in den großen Ganglienzellen sehr oft stark hervortretend, besonders treten hier oft sehr dicke und ins Auge fallende Fasern[2] in den peripheren Partien des Protoplasmas auf«[3]. — Da also die Ansichten Nansens völlig denen von Holmgren entsprechen, ist man berechtigt, Nansen für den ersten Entdecker der Trophospongien zu halten.

Einen großen Fortschritt verdanken wir den Ergebnissen der Arbeit von Rohde (30), der nachher mehrere folgten (31, 32, 33), die aber leider den reellen Boden der direkten Beobachtung verloren und zu weit in Vermutungen und Kombinationen hinausliefen. Die Leydigsche Auffassung von der Natur des Zellenplasmas annehmend, entwickelte Rohde in manchen Hypothesen die Meinung, daß das Hyaloplasma allein den eigentlich aktiv-nervösen Zellbestandteil darstellt; dagegen sollen alle grob- wie feinfibrillären Strukturen nur ein fremdes Gerüst sein, das von außen in die Nervenzellen in Form von einzeln oder bündelweise eintretenden Neurogliafibrillen einwächst. Die Neuroglia besteht nach ihm aus Fibrillen und dazwischen eingestreuten, vorwiegend nackten, d. h. eines Protoplasmabelages entbehrenden Kernen. Nach Rohde soll also bei den Wirbellosen »die Neuroglia ein regellos von Kernen durchsetztes Fibrillenwerk darstellen«. Er nimmt also nicht nur keine Grundsubstanz für die Gliazellen an, sondern er spricht den Gliakernen das Plasma durchweg ab. Es bleibt aber ein unverkennbares Verdienst Rohdes, die Kerne rings um die

[1] l. c. S. 165.

[2] Von mir gesperrt.

[3] l. c. S. 162.

Nervenzellen aufgedeckt und ihnen gliöse Natur zugeschrieben zu haben, wie auch die fibrillären Einwüchse in die Nervenzellen zuerst beobachtet zu haben; aber seine theoretischen Verallgemeinerungen über die Rolle der Glia im Leben der Nervenzellen, seine Hypothese über die Re- und Degeneration der Nervenzellen, über die Genese der Gliafibrillen haben sich nicht bewahrheitet, wie dies bisher die verneinende Kritik von allen beweist, die sich mit diesem Thema befaßten.

Sogar gut tingierte, einzelne Gliafibrillen ist es schwer zu verfolgen; es ist also klar, daß Rohde ungefärbte Fibrillen auf längere Strecken in den Nervenzellen nicht genau untersuchen konnte; seine Berichte also über das Übergehen der einzelnen Gliafibrillen in das feinfibrilläre Spongioplasma der Nervenzellen verlieren ihren reellen Wert einfach wegen der Unzulänglichkeit unsrer optischen Mittel. Eine weitere Rolle, die diese Fibrillen auf ihrem Wege bis zum Nervenzellkern spielen, ist von Rohde auf Grund von hypothetischen Erwägungen ausfindig gemacht worden. Ich muß hier wiederholen, was schon von Merton gedeutet wurde, daß die photographischen Aufnahmen, die übrigens mittels einer zu starken Abblendung verfertigt wurden, womit die dadurch hervorgerufene Körnelung manche Einzelheiten verbirgt — zeigen uns nur so viel, wie wir Bochenek und Holmgren verdanken. — Die Rohdeschen Zeichnungen dagegen, die uns veranschaulichen sollen, was die photographischen Aufnahmen nicht darzustellen vermochten, tragen ein unverkennbares Gepräge einer zu weit gehenden Schematisierung der fraglichen fibrillären Struktur.

Die nächsten Arbeiten (Pflücke [28], McClure [4]) haben in dieser Hinsicht nichts neues gebracht, ja die Autoren haben sogar gliöse Einwüchse in das Nervenzellplasma nicht gesehen, sondern (McClure) ließen die Gliazellen ringsum die Nervenzellen mittels der Fibrillen glatt umspinnen, nicht aber ins Innere eindringen. Erst Holmgren (15, 16, 17), wie auch Bochenek (2, 3) haben das gegenseitige Verhältnis der beiden Zellarten gründlich erforscht. Ihre Zeichnungen und Erläuterungen der Gliaeinwüchse in das Nervenzellplasma, wurden später von Merton (22, 24) bei *Tethys* und von Schneider (34) bei *Helix*, wie auch von Holmgren selbst und andern in verschiedenen Tierformen bestätigt; die Kritik von Legendre (20, 21), der die Trophospongien auf pathologische Zustände zurückführen will, blieb ohne Anklang.

Die Holmgrenschen und Bochenekschen Bilder zeigen tief im Plasma der Nervenzellen eingewachsene ganze Gliazellen, ja sogar an den Stellen der üppigsten Einwucherungen ganze Gruppen von

Gliazellen, die manchmal reich verästelt mit ihren Fortsätzen den ganzen Nervenzelleib oder den Nervenfortsatz quer durchdringen. Am stärksten ist das Trophospongium in den größten Nervenzellen ausgebildet, was ich mit Bochenek gegen Holmgren betone; in den kleineren Zellen proportional zu der abnehmenden Größe der Zellen nimmt die Tiefe und Reichhaltigkeit der Gliaeinwüchse zusehends ab, bis endlich in den kleinsten Zellen keine intraplasmatische Glia zu beobachten ist. Das, was Holmgren über die zweifache Form der Glia aussagt, die jedoch territorial voneinander nicht abgesondert zu sein scheint, wird meinerseits angenommen. »Das eine Mal nämlich tritt das Gliagewebe als ein fast reticuläres Gewebe auf: multipolar gestaltete Zellen mit deutlichem Protoplasma und mit gröberen und feineren Ausläufern, die sich verzweigen und durch Verschmelzung mit ähnlichen Ausläufern benachbarter Zellen ein dichteres oder lockeres Reticulum bilden. Das andre Mal finden wir ein mehr faseriges oder membranös-faseriges Gewebe, das aus ziemlich auffallend stark lichtbrechenden feinen Fäserchen, die oft wie Blattrippen membranöse Fetzen verstärken, besteht. In diesem Stroma liegen spärliche Kerne eingebettet, die von fast keinem körnigen Protoplasma umgeben sind.«[1] Also mit den nicht differenzierenden Methoden, was Holmgren selbst zugibt[2], gelang es ihm wahrzunehmen, daß die Glia im Bereich der Nervenzellenpartie des Centralnervensystems in der Form eines reichen Syncytiums, das sogar aplasmatisch sein kann, gebildet ist. Noch ausdrücklicher äußert er sich an einer andern Stelle »Diese Fortsätze (intracelluläre) können entweder als direkte Ausläufer multipolar gestalteter Zellen oder als fädige oder blätterige Differenzierungen solcher Zellen auftreten«[3].

Die Fibrillen, die sich mit gewöhnlichen Methoden nicht oder ganz schwach tingieren, die schon Holmgren und Rohde durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen in die Augen fielen, werden erst mit der Weigertschen Methode gut sichtbar. Sie sind hier nicht so zahlreich wie andernorts im Nervensystem entwickelt, indem sie in der Grundmasse einzeln, oder in kleinen Bündeln verlaufen. An der Oberfläche der Nervenzellen sind sie dichter angehäuft, und umsäumen die Zelle mit vorwiegend tangentialem Verlaufe. Im Innern der Nervenzelle

[1] l. c. 16, S. 280.

[2] Im Nachtrag dieser Arbeit äußert sich Holmgren, daß Trichloressigsäure-Weigert-Färbung ihm tadellose Bilder lieferte, die sogar in den kleinsten Zellen gliöse Einwucherungen zustande bringen sollten.

[3] l. c. 16, S. 281.

ist ihr Verlauf und ihre Endigungsweise auf den Weigertschen Bildern nur ausnahmsweise ermöglicht, da sich das Exoplasma der Nervenzellen wenn auch nur schwach mit dem Farbstoff bläulich tingiert.

Wie schwer es ist, Strukturen, die mittels verschiedener Methoden erzielt wurden, miteinander zu vergleichen, dies beweisen die Arbeiten von H. Smidt (36, 37), der die Golgische Methode zur Darstellung der *Helix*-Glia anwandte. Wie unvorsichtig Smidt im Beurteilen seiner Gliabilder ist, wo bedeutende Höllensteinniederschläge mit den Struktureigentümlichkeiten leicht zu verwechseln sind, zeigen uns erst deutlich seine Erläuterungen zu den Bildern, die so wie so auf die durch andre Methoden gelieferten Bilder sich zurückziehen lassen. Es scheint, daß der Verfasser zu stark unter dem Einfluß der bekannten Apáthyschen Arbeit stand — und gerne die für die Hirudineenglia eigentümlichen Befunde auf die Heliciden übertrug. Er sieht hier und zeichnet riesige große Gliazellen (worüber ich weiter unten berichten will), die den Connectivzellen der Hirudineen entsprechen sollen.

Die Arbeit ist äußerst schwer zu verstehen — sie scheint schroffe Gegensätze zu enthalten; hier will ich mich bloß mit seiner Beschreibung der Glia im Gebiet der Ganglienzellen befassen. »In den Ganglien treffen wir einerseits ein reiches Hüllensystem um Ganglienzellen und deren Fortsätze[1].« Diese Ganglienzellhüllen sind »oft mit ihrem fibrillären Inhalt — meist strukturlos«. — »Hier und da bei größeren Ganglienzellen ist die Innenfläche der Hüllmembran mit dunkleren, ringförmigen Fleckchen mit hellem Centrum besetzt. Bei stärkerer Vergrößerung erscheint nicht nur das Centrum hell, sondern man bemerkt auch in den dunkeln Ringen helle Pünktchen. Diese Ringe sind vielleicht die Ansatzstelle von Fortsätzen, die zellcentralwärts gehen. Bisweilen gelingt es nämlich, feine Röhren darzustellen, die von der Peripherie kernwärts ziehen, den Kern umgeben und dann gegen den Achsenzylinderfortsatz convergieren (Fig. 12)[2].« Auch »wo die Ganglienzellen gedrängt stehen, scheinen die Hüllen selbständig, nicht miteinander kommunizierend[2]«.

Man glaubt anfangs mit dem Autor im Einklang zu sein, indem man die Gebilde für die Gliahüllen rings um für Nervenzellen hält und die Einwüchse für die Holmgrenschen Trophospongien, es stehen aber unsre Vermutungen im Widerspruch mit dem, was wir direkt weiter lesen: »Man trifft häufig multipolare Zellen, die teils einzelne größere Ganglienzellen, teils mehrere kleinere umgreifen. Die Fort-

[1] l. c. Smidt, S. 306 u. ff.

[2] l. c. S. 307.

sätze zeigen oft axiale Verstärkungen, Blattrippen vergleichbar, von diesen ausgehend membranartige unregelmäßig konturierte Fetzen, die untereinander oft durch zarte Fädchen verbunden sind. Meist ist ein Kern als heller scharf begrenzter Fleck nachweisbar. In Haufen kleinerer Ganglienzellen nehmen diese Hüllzellen höchst wunderliche Formen an, sich durch die Zellen mit ihrem Leibe hindurchwindend und links und rechts dieselben mit ihren Fortsätzen umgreifend.« »Sicher erscheint mir ferner, daß diese Zellen keine Fortsätze in die Ganglienzellen hineinsenden[1].«

Was sind also die zuerst beschriebenen Membranhüllen, falls sie nicht dasselbe bilden, worüber weiter unten zu lesen war? Meines Erachtens ist das im zweiten Falle dargestellte Gebilde ohne weiteres auf unser Syncytium zurückzuführen und bloß der Einbildungskraft des Verfassers haben wir zu verdanken, daß ihnen als Matrixzellen riesige Zellgebilde zugeschrieben wurden. Das, was durch Zusammenfließen von vielen, ganz kleinen Zellen zustande gebracht wird, erschien ihm als eine riesig große Gliazelle, die an Größe den *Helix*-ganglienzellen gleichkommt. Meines Erachtens müssen wir auch die Membranhüllen, die von Smidt als fremde, eigenartige Gebilde gedeutet wurden, und die Glia als ein einheitliches Gebilde ansehen — natürlich, wenn wir in diesem Falle die Existenz der intracellulären Tuben als Trophospongien aufzufassen geneigt sind[2].

Nach Schneider (34) soll, wie bekannt, das interstitielle Gewebe im Nervensystem in der Form von den echten Gliazellen (epithelialen oder Deckzellen) und vom Hüllgewebe, das vermutlich mesodermalen Ursprungs ist, bestehen. Die das letztgenannte locker-faserige Gewebe bildenden Zellen sind nach ihm reich verästelt; deren Form ist nicht anzugeben; sie sollen scheinbar direkt miteinander zusammenhängen und sich durch negative färberische Eigenschaften auszeichnen.

Das also, was Schneider als zwei Gewebsarten von verschiedener Herkunft, Ausbildung und Funktion angibt, gilt bei mir bloß als territoriale Ausbildung eines und desselben Gewebes. Während die Hüllzellen im Bereiche der Ganglienzellenschicht vorwiegend herrschen, werden sie nach ihm in der Centralfasermasse, in den Connectiven und Seitennerven mit Gliazellen zusammengemischt vorgefunden.

Der Unterschied zwischen den beiden von Schneider postulierten Zellarten ist nicht durchführbar. Wie die Zellen selbst als morpho-

[1] l. c. S. 307.

[2] Ich habe mich notgedrungen so ausführlich mit der Smidtschen Arbeit befaßt, da seine Ansichten bis jetzt nicht widerlegt wurden, sogar im Schneiderschen Lehrbuch als wichtige *Helix*-Gliabestandteile Platz gefunden haben.

logische Einheiten keine Unterschiede aufweisen, so sind auch ihre Umwandlungsprodukte, die SCHNEIDER völlig anders erscheinen, im Grunde genommen, ein und dasselbe. Denn, bei den SCHNEIDERschen Hüllzellen sind die Fäserchen mit Eisenhämatoxylin nicht darstellbar, aber auch feinste Gliafasern, rectius Gliafibrillen, die durch die Aufpinselung der Gliafasern z. B. an der Neurilemmhülle gesondert verlaufen, sind in ihren Einzelheiten nicht mehr tingierbar; und in ihrem gemeinsamen Verlaufe, wenn die Fibrillen zusammengeklebt dickere oder dünnere sekundäre Fasern bilden, treten sie leicht erkennbar durch ihr intensiv schwarzes Aussehen auf. Da eben in den Nerven, wie auch den Connectiven und der Centralfasermasse Gliafibrillen dicke Fasern bilden, liefert uns nur dort die Eisenhämatoxylinmethode brauchbare Bilder; aber bei vorsichtigerer Behandlung kann man auch mittels Eisenhämatoxylin fibrilläre, peri- und intracelluläre Gliafibrillenkörbe zum Vorschein bringen. Ich will in dieser Hinsicht an die HELDsche Arbeit (14) erinnern und an meine Ergebnisse (19) bei den Hirudineen, wo die Ganglienzellen mit dünnen, blau von Methylviolett gefärbten Gliafibrillenkörben umsponnen sind.

Wie meine in polnischer Sprache veröffentlichte Studie (18) zeigt, sind wir durch die Vergleichung der Zustände bei den verschiedenen Hirudineenarten imstande, den Unterschied zwischen der Glia- und Hüllzelle gänzlich aufzuheben. Die Übergänge, denen wir in der Hirudineenreihe begegnen, erlauben uns dies mit aller Klarheit festzustellen. Während bei *Hirudo* (APÁTHY, HOLMGREN, HELD) und *Aulostomum* die ROHDEschen Paketzellen grobe Gliafasern liefern, die in geringer Anzahl gegen die Ganglienzellen hinauslaufen, werden sie im Endglied der Hirudineenreihe bei *Clepsine* und *Pontobdella* gänzlich vermißt. Während bei *Hirudo* außer den dicken Fasern auch lose Geflechte von feinsten Primitivfibrillen zustande kommen, werden bei *Pontobdella* nur lose verlaufende Fibrillen gebildet. Die Zellen haben hier gänzlich ihren Plasmaleib auf die Herstellung des Gerüstwerkes und der Grundmasse verbraucht.

Wenn also SCHNEIDER sagt: »Glia ist in der Umgebung der Nervenzellen nicht nachweisbar; dieser Befund ist umso sicherer, als an den gleichen Präparaten in den Connectiven und Nerven die Glia außerordentlich deutlich geschwärzt war« — kann das nicht von mir angenommen werden.

Freilich auf gewöhnlichen Eisenhämatoxylinpräparaten sieht man wenig von der zierlichen Struktur der einzeln in der Grundmasse zwischen den Nervenzellen dahinziehenden Fibrillen (Fig. 4). Es ist also irre-

führend anzunehmen, daß nur dickere Balken Gliafasern sind und ganz dünne Fibrillen für fremdes Gewebe zu halten.

Da die Fasern auf weiten Strecken ganz lose hinziehen und in den meisten Fällen jede topographische Beziehung mit ihrer Matrixzelle (vielleicht sind es mehrere) verloren haben, bleibt es unmöglich zu sagen, was für Zellen sie ontogenetisch angehören, denn morphologisch, wie oben gesagt wurde, was sogar SCHNEIDER zugibt, existiert kein Unterschied zwischen den vermeintlichen Hüll- und Gliazellen. Vielmehr hat — meines Erachtens — SCHNEIDER alle Gliazellen, an denen er keinen direkten Ursprung der Gliafasern nachzuweisen vermochte, für Hüllzellen erklärt, d. h. für Zellen, die die Fähigkeit, solche fibrilläre Differenzierung zu schaffen, nicht besitzen.

Das SCHNEIDERsche Hüllgewebe ist nunmehr eine spezielle von topographischen Verhältnissen bedingte Form der Ausbildung des Gliagewebes.

Ähnliche Bedenken gegen die Homologisierung der Hüllzellen mit den Gliazellen, hegt auch MERTON (24), obwohl er in seiner ersten Arbeit (22) den Namen Glia behält. Ich glaube den Sinn von MERTONS Auseinandersetzungen richtig dahin zu präzisieren, daß das ganze Geflecht- und Netzwerk, das die Ganglienzellen und ihre Fortsätze bei *Tethys* umgibt, zu den Hüllzellen gehört, die den morphologischen Wert der Wirbeltiergliazellen nicht besitzen, »wo (d. h. bei den Wirbeltieren) es sich um eine feststehende morphologische Bezeichnung handelt, um sternförmige Zellen, die eine ganze Anzahl von glatten, faserigen Fortsätzen besitzen, die nur selten sich verästeln«. Diese Gründe aber sind leicht auf Grund dessen, was oben gesagt, zu widerlegen, aber seine direkten Beobachtungen und Bilder sind ausgezeichnet, wie z. B. »Die faserigen Fortsätze der Hüllzellen zeigen große Neigung zur Verästelung und entspringen vielfach nicht direkt am Zelleib derselben, sondern nehmen von Lamellen, die die Ganglienzelle oberflächlich bekleiden, ihren Ursprung.«

Ähnliche Bilder, wie bei *Helix*, finden wir auch bei *Arion*; in den größten Nervenzellen sind die Gliaeinwucherungen am stärksten entwickelt, die kleinsten Zellen werden mit einem dicht anliegenden Mantel umgeben, der aber keine Ausläufer in das Zellinnere aussendet. Die Gliazellen des *Arion* sind ein wenig größer wie diejenigen von *Helix*, ihre Kerne zeichnen sich durch granuläres Chromatin aus; in den Gegenden, die von größten Nervenzellen eingenommen werden, sind sie am stärksten angehäuft, aber die fibrilläre Differenzierung ist bei *Helix* gleich stark wie bei *Arion* ausgeprägt.

Das am intensivsten von allen untersuchten Arten ausgebildete Gliagerüst, so weit es die Zahl der Fibrillen, wie jene der Zellen betrifft, ist bei *Achatina* entwickelt, wo manche Nervenzellen enorme Größe erreichen (ähnlich wie in der Hirudineenreihe bei der Gattung *Pontobdella*). Die größten Nervenzellen bergen im Innern hunderte von Gliazellen, die hier gruppenweise einwachsen und in lange, verzweigte Bahnen geformt, weit ins Innere des Zellleibes und des Nervenfortsatzes hinziehen.

Bei *Paludina* sind die Gliahüllen rings um die Nervenzellen schwächer angedeutet, welche Erscheinung ihren Grund in schwächerer Dichtigkeit der Gliazellen besitzt. Dickere, membranöse Gliaeinwucherungen kommen hier aber seltener und weniger tief vor, rekompensatorisch — kann man sagen — hat die Stärke der Weigertschen Gliafasern zugenommen. Mit Eisenhämatoxylin schwärzen sie sich ausgiebig — und sind auf ganz langen Strecken gut sichtbar. Der Dimorphismus der Gliazellen kommt hier klar zum Vorschein; die einen sind mit reichlichem, verzweigtem Plasmaleibe versehen; ihr Kern mit einem ziemlich großen Kernkörperchen produziert an ihrer Oberfläche weite faserige Ausläufer. — Die andern zeichnen sich durch reichen Chromatingehalt und Fehlen des Kernkörperchens aus, entbehren anscheinend des Plasmabelages und hierdurch geht jeder sichtbare Kontakt mit den Gliafibrillen verloren. Aber beide Zellarten sind durch allmähliche Zwischenstufen miteinander verbunden.

Bei *Planorbis* und *Limnaeus* endlich ist die Glia in der Substantia grisea am schwächsten entwickelt.

### II. Gangliencentralfasermasse.

Die Ausbildung des Gliagewebes im Neuropil der Mollusken fand bis jetzt keine ausreichende Bearbeitung. Während die Gliaverhältnisse im Bereich der Nervenzellen vielseitig untersucht wurden, blieben sie im Neuropil fast unberührt, und die Arbeiten, die sich auf diesen Gegenstand bei andern Evertebratengruppen beziehen, gaben Platz zu weitgehenden Kontroversen.

Wie ich aus früheren Arbeiten entnehmen kann, haben sich drei verschiedene Richtungen geltend gemacht. Die von Leydig-Rohde verteidigte Meinung faßte die Punktsubstanz als ein feines Fibrillengeflechtsystem (Spongioplasma) auf, das in dem homogenen Hyaloplasma eingebettet zu denken ist. Beide Substanzen sollen direkt in diejenigen der Nervenzellen übergehen. Dies kann ich vollkommen

bestätigen. Von den entsprechenden Stellen will ich nur zwei aufführen: »Der Übergang der Ganglienzellfortsätze in die Punktsubstanz geschieht in der Weise, daß die Scheiden sich lockern und in dem grobfibrillären Spongioplasma aufgehen[1].« — Und: »In fernerer Übereinstimmung mit den Ganglienzellen wird die Punktsubstanz häufig von bäumchenförmigen, kernhaltigen Neurogliabildungen durchsetzt, welche von der Peripherie der Nerven aus ins innere der Punktsubstanz vordringen und sich nach und nach, wie wir es bei den Ganglienzellen gesehen haben, in die einzelnen Fibrillen auflösen, die dann in die groben Fibrillen der Punktsubstanz sich kontinuierlich fortsetzen . . ..«[2] Bis dahin decken sich meine Ansichten mit denjenigen von Rohde über die fibrilläre Struktur der Glia in der Punktsubstanz; aber nicht weiter! Das Übergehen der Gliafibrillen in feines Spongioplasma der Nervenzellen und ihrer Fortsätze kann ich nicht bestätigen.

Anders hat sich B. Haller (9) geäußert. Es erscheint ihm die ganze Centralfasermasse als ein feines, enges, das ganze Centralnervensystem ausfüllendes Nervennetz, das durch Auflösen der Nervenzellfortsätze in zahlreiche dünne Ausläufer, die »miteinander zusammenfließend, ein kontinuierliches Netz bilden«, zustande kommt. Kein dem Glia entsprechendes Gewebe existiert hier! In dem »centralen Nervennetz« aber gibt es kleine, multipolare Zellen, die durch ihre reiche Verästelung zu den Knotenpunkten des Nervennetzes werden. Er nennt diese Zellen »Centralzellen«.

Ganz eigenartig sind die Ansichten von Nansen (27), der die Punktsubstanz als von Tuben oder Röhrchen (Nerventuben oder Primitivröhrchen) zusammengesetzt glaubt. Diese Röhrchen werden vom Spongioplasma gebildet und ihr Inhalt bildet das halbflüssige Hyaloplasma. Sie sind in einer mehr oder minder komplizierten Weise durcheinander geflochten, anastomosieren aber nicht, um Maschen zu bilden. Der Kürze der Beschreibung und des Fehlens an Tafeln wegen, bin ich nicht genug im klaren, um sagen zu können, ob es sich um Gebilde handelt, die der Glia entsprechen.

Auch Havet (13) glaubt mittels der Golgischen Methode das zellige Element der Glia in der Punktsubstanz gefunden zu haben: Nous avons observé plusieurs fois au sein de ganglion des cellules dont l'aspect rapelle les cellules de névroglie des vertébrés; — elles representent peutêtre des cellules névrogliques, des centres nerveux de *Limax*[3] »

[1] Rohde l. c. 32, S. 722.
[2] Rohde l. c. 31. S. 391.
[3] l. c. S. 247.

Das beigefügte Bild von einer Gliazelle ähnelt auch in feinsten Details demjenigen von kurzstrahligen Astrocyten der menschlichen Hirnrinde.

Nicht ausführlicher befaßt sich SCHNEIDER damit, in dem er sagt: » Über die Pile ist zurzeit wenig auszusagen. Eine genauere Analyse dürfte nur bei Anwendung verschiedener Methoden gelingen. Wir finden hier ein zartes Reticulum, das vom Hüllgewebe gebildet wird und nur wenig zugehörige Kerne enthält . . . Gliafasern scheinen nur spärlich vorzukommen und die zugehörigen Gliazellen wurden noch nicht ermittelt[1].«

So viel finden wir in der Literatur. Treten wir jetzt zur Darstellung eigner Ergebnisse über.

Bei *Arion*, wie auch bei allen andern von mir untersuchten Gastropoden geht das Gliagewebe in den subösophagealen Ganglien, wie auch in den latero-occipitalen Regionen der Hirnganglien ohne besondere Zwischenformen zu bilden von der Ganglienzellenschicht ins Neuropil über. Dies geschieht auf der ganzen Fläche der beiden aneinanderstoßenden Schichten. Freilich an den Stellen, wo das Stratum corticale stark entwickelt ist, sei es infolge der Größe der Zellelemente, sei es durch die reichliche Ansammlung der Nervenzellen, wo also die Grenze der beiden Schichten sich stark hervorhebt, erscheint der Übergang des Gliagewebes bei schwachen Vergrößerungen wie abgebrochen, aber beim näheren Zusehen weist das Gliagewebe keine Änderungen auf, da nur der überwiegenden Zahl und Größe der Nervenzellen zufolge der übliche, unveränderte feinere Bau der Glia verdeckt wird.

Im ganzen Neuropil der Schnecken, viel stärker als bei *Anodonta* sind die Gliazellen anscheinend unregelmäßig verstreut, von denen auf den Eisenhämatoxylinpräparaten bloß die Kerne zu sehen sind. Sie sind kreisrund oder elliptisch ausgezogen, mit verschiedenem Chromatingehalte. Am reichlichsten sind sie in den peripherischen Partien, also der Ganglienzellenschicht genähert, angehäuft, in der Richtung gegen die Mitte (so wie bei *Anodonta*) nimmt ihre Zahl allmählich wesentlich ab, so daß das Neuropilcentrum ganz spärliche Gliakerne aufweist — ja, auf ganzen Schnittserien kommen sie nur vereinzelt vor.

Hand in Hand mit der Zahlverminderung der Gliakerne nimmt auch die Dichte bzw. die Zahl der Gliafibrillen ab. Aber auch das ganze Centralstroma bis in die innersten Schichten ist durchwebt von

[1] l. c. S. 247.

dem Geflechte der Gliafibrillen, die in ihrem Verlauf gänzlich von der Abhängigkeit ihrer Matrixzellen frei zu sein scheinen. Allerdings sind mittels Eisenhämatoxylin dünne Fibrillen als schwarze Fädchen scharf hervorgehoben, aber an Zahl sind sie weit von den Weigert-schen Bildern übertroffen. Glatt, manchmal leicht geschlängelt, gewöhnlich aber in gerader Richtung hinziehend und deshalb den Anschein erweckend, als ob sie starre Gebilde wären, laufen sie gekreuzt in verschiedensten Richtungen hin; sie verschmelzen aber nicht in sekundäre Balken, wie wir es bei den Hirudineen kennen, deshalb sind sie als dünne Primitivfibrillen nur unter starken Vergrößerungen zu sehen; an manchen Stellen bilden sie lose anliegende Bündel, die durch mehr oder weniger ausgesprochen parallelen Verlauf zustande kommen; anderswo läßt sich, wenn auch nur schwach angedeutet, der radiäre Verlauf einer Anzahl von Gliafibrillen gegen die Mitte des Neuropils entdecken; anderswo ziehen lose Streifen tangential, um die Ansatzstellen der Nerven und Commissuren zu passieren. Ich kann auch nicht unerwähnt lassen, daß rings um manche Zellausläufer und um die aus den Nerven ins Neuropil eintretenden Achsencylinder, die auf verschieden langen Strecken tief im Neuropil — wie bekannt — ihre Individualität bewahren können, durch konzentrische Anordnung fibrilläre Mäntel zustande kommen.

Im allgemeinen bildet der ganze Verlauf der Fibrillen im Neuropil ein unentwirrbares Geflecht, das an manchen Stellen ganz lose wird, um sich anderswo wesentlich zu verdichten. Ihr Verlauf scheint durch nichts beeinflußt zu sein, und eben diese Anordnung bildet das wesentliche Merkmal des Neuropils der Molluskenganglien im Unterschied von der Ausbildung der Glia in der Ganglienzellschicht und in den Nerven, wo sie regen Anteil am Bau der Hüllen um die nervösen Elemente nehmen und dadurch in ihrem Verlauf streng beeinflußt werden.

Die Füllmasse (Fig. 13), die viel stärker als bei *Anodonta* hervortritt, bildet, wie schon oben gesagt wurde, ein kontinuierliches Netz, das den Boden für die Kerne und Fibrillen liefert. In ihr und nur in ihr, was ich ausdrücklich betone, liegen die beiden andern Gliaelemente eingebettet. Mittels einer dünneren oder dickeren Hülle umgibt sie sie, indem sie hier als ein mehr membranöses oder säulenartiges, dickes, knotenförmiges Stroma ausgebildet ist, was schon vom Holmgren bemerkt wurde; es werden also seine Befunde von den meinigen vollkommen bestätigt.

Was eben für Gliakerne und Fibrillen angegeben wurde, das gilt auch für die Füllmasse; dieses Netz wird immer schwächer ausgebildet,

je näher es sich der Neuropilmitte befindet; hier werden seine Maschen immer größer, schließen sich nicht — es wird ganz locker (Fig. 6).

Man kann das Aussehen des Netzes mit Worten nicht klar genug beschreiben, so unregelmäßig tritt das Netz auf (Fig. 13 und teilweise 6); es soll also auf die Photographieaufnahmen hingewiesen werden, die Beschädigungen ausgenommen, ohne jede Retouche verfertigt wurden. Und doch lassen sich die Bilder recht gut verstehen und erläutern. Die Nervenfibrillen nämlich, die selten einzeln, gewöhnlich bündelweise, umgeben von dem homogenen Axoplasma, d. h. undifferenziertem Plasma des Nervenzellfortsatzes, der weiter in den Nerven als anatomische Einheit scharf hervortritt, im Neuropil verlaufen, kreuzen sich im Geflecht durcheinander, an manchen Stellen als breite Bahnen gesondert; die Füllmasse also, die alle von den Nervenelementen freigelassenen Räume ausfüllt, ist in ihrem Bau direkt von der Gruppierung und Verlaufsweise des nervösen Syncytiums beeinflußt. Wie aus den Phot. 13 und 6 zu ersehen ist, besitzen die Räume, die von den membranösfibrillären Hüllen frei gelassen sind, ungefähr ovale oder kreisrunde Gestalt. Es sind eben die Querschnitte der Felder, wo das Axoplasma mit den in ihm eingelagerten Neurofibrillen verläuft; wo dagegen die Felder längs oder schräg getroffen sind, besitzen sie längliche Gestalt.

Die Sache scheint mir große theoretische Bedeutung zu besitzen; so möchte ich, so viel mir die Bilder erlauben, noch weiteres hinzufügen. Daß die Nervenzellen in der corticalen Schicht durch die Gliahüllen vollkommen isoliert sind, gilt bei mir als gesicherte Tatsache; ebenso sind auch in den Nervenstämmen die Gliascheiden (hier sogar am stärksten und am vollständigsten) entwickelt; — beides Einrichtungen, die als die Unabhängigkeits- und Isolierungsapparate der Nervenströme die Physiologie der Nervencentren beeinflussen können.

Wir sehen also, daß im Neuropil infolge der nicht vollkommen ausgebildeten Scheidewände, das Zusammenfließen des Axoplasmas der verschiedenen Ganglienzellen nicht verhindert wird, es kommt also zu einem syncytialen Verschmelzen des Axoplasmas, das anderswo auf gesonderten Bahnen verläuft. Je unvollkommener, seltener und schwächer die Gliabalken der Füllmasse sind, desto vollständiger kommt auf größeren Strecken das syncytiale Gepräge des Nervennetzes vor. Gegen die Mitte des Neuropils also nimmt die Stärke dieser Ausbildung zu und hier im Innern, wo eben gleichzeitig die Glia rückgebildet erscheint, ist die erste am reichlichsten entwickelt. In den peripheren Partien dagegen dort, wo die Ausläufer der Nervenzellen in die Punktsubstanz eintreten, wo zugleich auch reichliche Gliahüllen zur Ent-

wicklung gelangen, dort ist das plasmatische Nervensyncytium auf gewisse schmale Stellen eingeengt, ja in den Gegenden dicht an der Peripherie, wo starke Gliascheiden auftreten, ist es so gut wie ganz ausgeschlossen (Fig. 6).

Während die eben dargestellten Bilder nur in den oben erwähnten Gegenden des Centralnervensystems vorkommen, sind für die Gehirn- und Tentakelganglien andere Verhältnisse anzugeben.

In den Gehirnganglien, wie längst bekannt, befinden sich frontalwärts gerichtet an beiden Seiten der Medianfläche paarige neuropiläre Verdickungen, die durch Ausläufer enorm kleiner Ganglienzellen zustandegebracht sind. Auf den Querschnitten durch die Centralfasermasse der Gehirnganglien finden wir, daß die Ausbildungsstärke ihres Gliagewebes immer mehr abnimmt, bis auf die Stelle, wo das Neuropil der beiden »sensorischen Hügel« beginnt; hier zieht sich ein starker Gliazellenstrang hin, der leicht kenntlich beide Neuropile voneinander trennt. Die WEIGERTschen Fasern kommen hier stärker wie sonst im Gehirn (Fig. 5, rechts 7) angehäuft vor; diese ganze Struktur erscheint weiter wie abgebrochen. Weder das Eisenhämatoxylin (Fig. 5 und 7 links) noch die WEIGERTsche Methode läßt uns irgendwelche fibrilläre Struktur sehen. Nur einzelne Kerne treten ganz selten auf.

Ähnlich finden wir im Neuropil des Tentakelganglions auf dem homogenen, ungefärbten Untergrunde zerstreute, winzige Gliakerne, die des Plasmas und jeder Differenzierungsprodukte entbehren. Nur in den oberflächlichsten Partien des Neuropils dringen von den Gehirnnerven vereinzelte Gliafibrillen vor, um hier nach kurzem Verlauf frei zu enden (Fig. 19 u. 21 oben).

Wollen wir obige Ergebnisse, die bei *Arion* erzielt wurden, mit denen bei andern Gastropoden zusammenstellen, so hätten wir anzugeben, daß die eklatantesten Zustände, die dem bei *Arion* beschriebenen Bildern am nächsten stehen, bei *Helix* herrschen. Die Gliafasern und die Füllmasse dieser zwei Tierarten, besitzen ganz verwandtes Aussehen.

Bei *Achatina* ist, wenn auch die Gliafibrillen ganz schwach sind, angesichts der großen Gliazellenzahl auch das fibrilläre Füllnetz stark ausgebildet.

Bei den übrigen Arten: *Limnaeus*, *Planorbis* und *Paludina* ist die fibrilläre Struktur, wie auch die Füllmasse viel schwächer wie bei *Arion* ausgebildet. Charakteristisch für diese drei Arten ist der Umstand, daß die Gliazellen sich gewöhnlich in lange Stränge ordnen, die von der Ganglienzellenschicht oder direkt von der Neu-

rillemmhülle weit ins Neuropil einwachsen; und an diesen Stellen, wo keine Ganglienzellenrinde ausgebildet ist, sind die Gliazellen dicht unter dem Neurilemm angehäuft, wodurch eine Membrana gliae superficialis stark hervortritt.

### III. Periphere Nerven.

Abgesehen von den Arbeiten älteren Datums, die wie die Schultze-sche Arbeit (35), die Gliasepten als »sekundäres neurilemmatisches Fachwerk« mit zahlreichen, meist bipolaren »interponierten« Ganglienzellen auffaßt, finden wir bloß bei Rohde (30, 31), Holmgren (16), Smidt (36) und Schneider (34) kurze Notizen über die Glia in den Connectiven und Nerven.

Wie in der Punktsubstanz der Ganglien, so kommt es auch in den Nerven nach Rohde zur Herstellung der Gliascheiden; nämlich aus dem grobfibrillären Spongioplasma, das zahlreiche Kerne führt, zweigen sich baumartig Fibrillen ab und schließen schlauchartig manche Partien von der feinfibrillären und hyaloplasmahaltigen Punktsubstanz ab, und auf diese Weise wird die eigentümliche Struktur der Nerven erreicht.

Holmgren erwähnt nur nebensächlich, daß die Glia in den Nerven ebenso wie zwischen den Nervenzellen aus Fädchen und Membranen besteht, »die dicht aneinander gedrängt und miteinander mehr oder weniger parallel verlaufend sich transversal durch die Commissur und zwischen die Neuriten derselben erstrecken«[1]. — Smidt in seinen kurzen, im Jahre 1900 und 1901 erschienenen Abhandlungen über die Glia bei *Helix* beschreibt rätselhafte Gebilde, die im Innern der Commissuren und der Nervenstämme verlaufen sollen, denen er Gliazellennatur zuschreibt; diese Zellen sollen im Vergleich mit den größten Ganglienzellen ebenso groß sein; langgestreckt laufen sie nach ihm parallel zu der Längsachse des Nerven und auf einem Nervenquerschnitt sollen mehrere solcher Zellen vorkommen; manche von diesen Zellen sollen die Hälfte der Commissurenstränge erreichen. Die dazu gehörigen Kerne konnten aber nicht nachgewiesen werden; diese Gebilde sollen durch die »Üppigkeit der Fibrillen sich auszeichnen, die radiäre Septen aufbauen, die in eine fußartige Verbreiterung endigen«[2]. Wie wir in seiner zweiten Arbeit lesen: ». . . entspringt jedem Nerven, jeder Commissur oder Connectiv ein gliöses »Scheidenwerk«, das den Charakter eines Syncytiums hat[3].«

[1] l. c. 16, S. 286.
[2] l. c. S. 304.
[3] l. c. S. 270.

Nach Schneider bilden nicht nervöse Bestandteile des Connectivs »ein lockeres Hüllgewebe mit reichlich verstreuten Kernen und Gliazellen in peripherer Lage, von welchen aus Gliafasern radial zwischen die Nervenfasern einstrahlen, um dann in longitudinalen Verlauf umzubiegen[1]«. »Das Hüllgewebe . . . besteht aus einem lockeren Filz feiner plasmatischer Stränge, die in der Hauptsache longitudinal verlaufen und die Nervenfasern umspinnen und zusammenhalten. Wie sich der Filz zu den meist länglich ausgezogenen Kernen im Speziellen verhält, ist schwer genauer festzustellen. Ein eigentlicher Zellkörper konnte an Sublimat nach Perenyi-Präparaten mit Sicherheit nachgewiesen werden[1].«

Wie oben angedeutet, bildet die Füllmasse im Neuropil allein die Isolierungszone, die die Nervenelemente voneinander trennt und die Gliafibrillen besitzen hier einen scheinbar unumschränkten Verlauf; in den Nerven dagegen sind sie mit der Füllmasse am Bau der Gliascheiden rege beteiligt. Fassen wir zuerst die Übergangsbilder, die sich uns in den Connectiven und Nervenwurzeln offenbaren, ins Auge.

Bei *Arion* ist in der Commissur, die die Gehirnganglien mit der Unterschlundmasse verbindet, distinkt auf langer Strecke der Übergang der für das Neuropil eigentümlichen Struktur in jene des Connectivs auf der Fig. 7 zu sehen. Auf diesem Eisenhämatoxylinpräparat sehen wir, daß sich das Gliagewebe an der Ansatzstelle des Connectivs, bzw. schon im Neuropil durch starke Ansammlung der Gliazellen kennzeichnet. Neben den kleinen, scheinbar plasmalosen Zellen, treten andre Zellen auf, die einen multipolaren Plasmaleib besitzen. Sie liegen dicht nebeneinander, nicht nur mittels der Gliafasern, die wirr in verschiedensten Richtungen hinziehen, miteinander verbunden, sondern auch auf plasmatischem Wege mittels breiterer Ausläufer zusammenhängend; der große Teil dieser Faserausläufer zieht radial gegen die Peripherie, wo sie sich an der Neurilemmhülle ansetzen, und reihenförmige Septen zu bauen anfangen. Ein ganz kleiner Teil der hierher gehörigen Fasern tritt ins Neuropil ein, wo sie bald spurlos verschwinden. Ihre Matrixzellen, die früher für die Ganglienzellen gehalten wurden, zeichnen sich durch die Größe des Kernes und des Plasmaleibes, wo zahlreiche starke Gliafibrillen gebildet werden, aus. Auf diese Weise kommt auf breitem Boden ein ganz starkes fibrilläres Gerüst zur Entwicklung, das im weiteren Verlauf des Connectivs wesentlich schwächer erscheint, was seinen Grund in der Verminderung der Zahl der

[1] l. c. S. 564 u. 565.

Gliazellen und ihrer Derivate hat, bis am entgegengesetzten Ende der Commissur die eben beschriebenen Verhältnisse zurückkehren. Also nur die Ansatzstelle der Commissuren und aller Nerven zeichnet sich durch starke Gliawucherung aus, die im ganzen Nervenverlauf keine ihresgleichen findet. Ebenso starke fibrilläre Gliawucherung zeigt uns (Fig. 10) die Commissur, die beide Unterschlundganglionhälften miteinander verbindet.

Ähnlich wie bei *Arion* ist auch das Gliagerüst bei *Helix* ausgeprägt, wie wir aus Fig. 23 sehen, wo starke Gliafaseransammlung, die die anfänglichen Scheidewände formt, unregelmäßig in den Bau des Neuropils eingeht. Bei *Planorbis* und *Limnaeus* sind die Gliazellen in den Nervenwurzeln dicht angehäuft; ihre Gliafasern zeichnen sich durch Kürze aus, ihre Dicke übertrifft aber jene von *Helix*; sie laufen gewöhnlich in kleine Bündel von 2—5 Fasern zusammengeordnet, die dadurch leicht kenntlich werden.

Die Füllmasse dieser Gegenden des Centralnervensystems, die uns die Weigertschen Bilder liefern, ist ebenso stark wie im Neuropil ausgeprägt. Bei *Arion* zeigt uns die Fig. 6, daß sie in der Mitte viel schwächer erscheint, als an der Peripherie, wo ein dichtes Füllnetz zustande kommt, dessen kleine Maschen nach der Peripherie zu sich immer mehr zusammendrängen und sich in Röhrenscheiden rings um die Nervenfasern zusammenschließen. Gegen die Mitte des Bildes werden die Maschen größer, sie lockern sich augenfällig, schließen sich nicht und gehen in das irreguläre Gerüst der membranösen Fetzen, die so für das Ganglienneuropil charakteristisch sind, über. Anders gesagt, an der Peripherie der Commissurenwurzeln beginnt die Formierung der Gliamäntel rings um die Achsencylinder. Die Ränder dieser Scheiden (Fig. 6) sind nicht glatt, sondern mit kleinen Zacken versehen; es ist die Folge davon, daß ähnlich wie in die Nervenzellen und ihre Ausläufer, so auch in die peripheren Nervenfasern (wie dies schon Holmgren beobachtet hat) einzelne Gliaausläufer in ihr Inneres bis zu einer gewissen Tiefe einwachsen.

Der Bildungsprozeß der Gliascheiden, der in den Commissuren begonnen hat, erhält erst in den peripheren Nerven seine volle Entwicklung. Ähnlich wie in den Commissuren beginnen sich auch in den Seitennerven von ihrer Peripherie einzelne röhrenförmige Gliascheiden herauszudifferenzieren (Fig. 6 und 11), die sich dicht an die Achsencylinder anlegen und einzelne Gliastränge in das Axoplasma einwachsen lassen. Je weiter vom Neuropil entfernte Schnittserien wir durchmustern, desto tiefer greift diese Umbildung des Gliagewebes (was

schon teilweise oben bei *Anodonta* berücksichtigt wurde), bis endlich der ganze Nerveninhalt in eine Anzahl von Nervenfasern zerlegt wird, die durch membranöse Hüllen vollkommen isoliert werden (Fig. 8, 9 und 16).

Wie schon oben angedeutet, spielen die Gliafibrillen eine wichtige Rolle bei der Herstellung der Gliascheiden. Die Fibrillen nämlich, die sich schon in der unmittelbaren Nähe des Neuropils in kurze Septen anlegen, ordnen sich reihenweise, radiär, indem sie einerseits sich der Neurilemmhülle ansetzen, wo sich dadurch eine distinkte Membrana gliae superficialis herausbildet, anderseits an den centralwärts gerichteten Spitzen der Septen auseinanderlaufen. Diese Hauptsepten teilen sich entweder in kleinere Scheidewände zweiter und dritter Ordnung, bis endlich der ganze Nerv von der Septenbildungen durchdrungen wird (Fig. 17, 18, 22) Die Hauptsepten sind am mächtigsten an der Peripherie entwickelt, wo die größte Gliazellenansammlung vorkommt, gegen die Mitte werden sie immer schwächer, teilen sich in kleinere, sekundäre Septen, verlieren immer mehr an Fibrillen, die sich einzeln oder gruppenweise lostrennen, auseinanderweichen, umbiegen und immer in der Füllmasse eingebettet einzelne Nervenfasern umspinnen. Auf der Fig. 22 kann man sehen, wie diese fibrillären Mäntel rings um die Nervenfasern zustande kommen. Endlich im weiteren Verlauf der Nerven, erscheint ein Nervenquerschnitt (Fig. 16) als eine Summe größerer und kleinerer zusammenhängender Ringe, die aus der Füllmasse gebildet sind, wo auch die Gliafibrillen ringförmig verlaufen, mit hier und da in den Knotenpunkten zerstreuten Gliazellen.

Ein ansehnlicher Teil der Gliazellen liegt aber auch im Bereich der Gliasepten (Fig. 17), daher erscheinen auf Längsschnitten die Zellen regelmäßig reihenweise geordnet. Es ist zwar schwer auf einem Längsschnitt eine Septe in voller Ausdehnung zum Vorschein zu bringen, es zeigen aber weniger glückliche Längsschnittserien brauchbare Bilder. Die Flächenansichten der Septen liefern uns manchen Hinweis auf die Natur und die Funktion der Gliafasern. Wie uns die Bilder 24 und 17 veranschaulichen, haben wir hier im ersten Falle mit einem langgezogenen Nerven, im andern Falle mit einem stark kontrahierten Nervenabschnitt zu tun. In den ausgezogenen Nerven (Fig. 24) laufen die Gliafasern in den Septen straff, schnurgerade und stehen in ziemlich weiten Abständen, parallel zueinander; sie liefern dadurch den Anschein, als ob sie starre Gebilde wären; in den zusammengezogenen Nerven (Fig. 18 und 17), wo das Septum infolge des wellenförmigen Verlaufes einige Male die Schnittfläche verläßt, drängen

sich die Fibrillen dicht aneinander und zeichnen sich durch geschlängelten Verlauf in den Septen aus. Im langgezogenen Nerven also, wo die Achsencylinder schnurgerade verlaufen, besitzen auch die Septen geradlinige Anordnung, während in dem kontrahierten Zustande des Nerven die Nervenfasern, je nach dem Grade des Zusammenziehens mehr oder weniger geschlängelt verlaufen; als Anpassung dazu erscheint auch die wellenförmige Schlängelung der Gliasepten, was seinen Ausdruck in der Verlaufsweise einzelner Fäserchen erhöht findet. Sie bilden also das Element, das dem ganzen Nervensystem entsprechende Elastizität und Derbheit verleiht.

Den bei *Arion* beschriebenen Verhältnissen stehen am nächsten die Ausbildung und der Verlauf der Gliascheidewände und der Membranhüllen bei *Helix*. Bei *Achatina* zeichnet sich auch der Bau der Septen durch seine Stärke aus. Bei dieser Art treten sekundäre Septen sehr zurück, da die centralwärts gerichteten Enden der Hauptsepten sich in einzelne Fibrillen direkt aufpinseln und die Fibrillen auf direktem Wege zum Bau der Hüllen rings um die Nervenfasern antreten; bei *Achatina* tritt auch die äußere Gliahülle sehr stark hervor infolge der weiten Aufpinselung der Gliafäserchen; die Septen setzen sich mit breiten Conusanschwellungen an die Neurilemmhülle, oder einzelne Fibrillen biegen unter dem Neurilemm um und laufen weiter tangential, wodurch eine starke Gliahülle, Membrana gliae superficialis gebildet wird. Ähnlich wie bei allen untersuchten Arten wird aber von den Fibrillen die Neurilemmhülle nicht durchbohrt; es kommt zu keiner Vermischung der Glia mit den außerhalb des Nervensystems liegenden fibrillären Strukturen.

Bei allen andern untersuchten Gastropoden ist der fibrilläre Aufbau der Glia nur schwach angedeutet.

Bei *Paludina* werden zwar stärkere Gliafasern herausgebildet, die durch das Verkleben einiger Gliafibrillen auf ihrem gemeinsamen Wege entstehen, aber ihrer kleinen Zahl zufolge ist das gesamte Gerüst nicht besonders ausgeprägt. Phot. 20 zeigt uns an einem Nervenwurzelquerschnitt den irregulär-radiären Verlauf der Gliafasern. Bei *Planorbis* und *Limnaeus* (Fig. 12) tritt zuletzt das fibrilläre Gerüst noch schwächer auf. Die Gliazellen sind zwar in der Füllmasse reich zerstreut, aber die Fasern, die ganz kurz und dick erscheinen, werden selten ausgebildet und laufen gewöhnlich in charakteristischen Bündeln, die aus drei bis sechs Fäserchen zusammengesetzt sind.

Hochinteressante Bilder betreffs der allgemeinen Gliaausbildung, wie ihrer Herkunft, finden wir in den Tentakelnerven. Dieser Nerv,

der nur scheinbar dem Gehirn entspringt, ist tatsächlich aus den Ganglienzellausläufern der Unterschlundganglien aufgebaut. Seine Wurzel d. h. die Stelle, wo er das Gehirn verläßt, besitzt starkes Gliagerüst (Fig. 5), das aber nicht wie in den übrigen Nerven anfängliche Gliasepten formt, sondern an der Grenze des Gehirns, das, wie oben angedeutet, gänzlich der Gliafasern entbehrt — und der Nervenwurzel, laufen zahlreiche, locker durcheinander geflochtene, starke Gliafasern, die scharf das Gehirn von dem Nerveninhalt abgrenzen (Fig. 5). Erst im weiteren Verlaufe des Nerven ordnen sich diese Fasern, deren Zahl unterwegs stark zunimmt, in außerordentlich starke Septen, die sich nicht nur durch die Zahl der sie zusammensetzenden Fibrillen, sondern auch durch ihre enorme Dicke auszeichnen (Fig. 15). Dieser Umstand, daß das Gliagewebe in dem Tentakelnerv so stark ausgeprägt ist, findet seinen Grund in der natürlichen Anpassung an die Funktionen dieses Nerven.

Der Tentakelnerv, der die Eigenschaft sich ungewöhnlich stark zusammenzuziehen und sich sehr lang auszudehnen in hohem Grade besitzt, muß für die zarten Nervenelemente ein entsprechend dickes und starkes Gliagerüst und Hüllensystem ausdifferenzieren. Die Scheiden aber rings um einzelne Nervenfasern werden bloß von der Füllmasse hergestellt, die Fibrillen nehmen nur selten Anteil am Bau der Röhrenscheiden; also der Tentakelnerv ist der einzige Nervenstamm, der hinsichtlich des Aufbaues des Gliagewebes die Struktur eines Connectives besitzt.

Im weiteren Verlauf gelangt der Tentakelnerv bis zur Tentakelwurzel, wo er in das Tentakelganglion mündet. Schon in der Nähe dieses Ganglions pflegt das fibrilläre Gliagerüst sich stark zu entwickeln und seine Nervenwurzel besitzt eine beispiellose, mächtige faserige Glia, die ihres gleichen im ganzen Nervensystem nicht findet. Wie aus den Längsschnitten ersichtlich (Fig. 19 u. 21) reichen die Gliasepten bis gegen die Mitte der Nervenwurzel und werden von dicken Fasern zusammengesetzt, die in dicken Bündeln geordnet weit zu verfolgen sind. Die Querschnitte durch diese Stelle (Fig. 25 u. 26) zeigen uns, daß diese Septen als enorm dicke (bie 100 $\mu$) Balken erscheinen, deren dicke Fasern aus einer ganzen Anzahl von Gliazellen gebildet werden. Hier sieht man auch deutlich, wie die starke Membrana gliae superficialis (in Fig. 25 u. 26 am besten als schwarzer Strich oben zu sehen) geformt wird. Diese Gliafasern, ähnlich wie im ganzen Tentakelnerven, nehmen keinen Anteil am Bau der Scheiden um einzelne Nervenfasern, sondern sobald sie die Septen verlassen haben, kreuzen

sie einander mehrfach in dichten Geflechten, die sogar auf den Eisenhämatoxylinpräparaten als ungemein schöne Bilder der fibrillären Struktur auftreten.

An der Stelle, wo der Nerv endigt und das Neuropil des Ganglions beginnt, verschwindet das Gliagerüst wie abgebrochen, (Fig. 19 und 21) und nur äußerst spärliche Neurogliafibrillen gelangen in den Bereich des Neuropils, wo sie noch auf ganz kurzen Strecken zu sehen sind. Also der Übergang der Nervenstruktur in das Tentakelganglion, obwohl viel schärfer ausgeprägt, erinnert an die Verlaufsweise beider Strukturen an der Grenze zwischen dem Gehirn und Tentakelnerven.

Die vorliegende Arbeit wurde im zoologischen Institute der Universität in Lemberg ausgeführt, dessen Direktor und Leiter, Herrn Prof. Dr. Józef Nusbaum für sein williges Entgegenkommen ich meinen Dank auszusprechen für meine angenehme Pflicht halte.

Lemberg, im Juni 1912.

## Literaturverzeichnis.

1. A. Bochenek, Recherches sur le système nerveux des invertébrés (Anodonta. Distaplia, Synapta). Bull. intern. de l'Acad. de Sc. de Cracovie 1905, Nr. 2.
2. — L'Anatomie fine de la cellule nerveuse de Helix pomatia Lin. Extrait des Compt. Rend. d. l'Assoc. d. Anat. 3e Sess. Lyon 1901.
3. — O budowie komórki nerwowej ślimaka Helix pomatia. Kraków 1901.
4. C. Mc Clure, The finer Structure of the Nerve Cells of Invertebrates. I. Gastropoda. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont. Bd. XI. 1898.
5. H. v. Fieandt, Eine neue Methode zur Darstellung des Gliagewebes nebst Beiträgen zur Kenntnis des Baues und der Anordnung der Neuroglia des Hundehirns. Arch. j. mikr. Anat. Bd. LXXVI. 1910.
6. W. Flemming, Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. 1870. Bd. VI.
7. — Zur Anatomie der Landschneckenfühler und Neurologie der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXII. 1872.
8. F. Freidenfelt, Das centrale Nervensystem von Anodonta. Biolog. Centralbl. Bd. XVII. 1897.
9. B. Haller, Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. II. Textur des Centralnervensystems und seiner Hüllen. Morph. Jahrb. Bd. XI. 1886.
10. — Über die sogenannte Leydigsche Punktsubstanz im Centralnervensystem. Morph. Jahrb. Bd. XII. 1887.
11. — Weitere Beiträge zur Lehre von der Kontinuität des Nervensystems. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXVI. 1910.
12. — Über das Bauchmark. Jena. Zeitschr. f. Naturw. 1910. Bd. XLVI.
13. J. Havet, Note préliminaire sur le système nerveux des Limax (méthode de Golgi). Anat. Anz. Bd. XVI. 1899.

14. H. Held, Über den Bau der Neuroglia und über die Wand der Lymphgefäße in Haut und Schleimhaut. Abh. d. königl. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. XLIX. 1904.
15. E. Holmgren, Weitere Mitteilungen über die Saftkanälchen der Nervenzellen. Anat. Anz. Bd. XVIII. 1900.
16. — Beiträge zur Morphologie der Zelle. I. Nervenzellen. Anat. Hefte Hft. 59. 1901.
17. — Neue Beiträge zur Morphologie der Zelle. Ergebn. d. Anat. und Entw. Bd. XI. 1905.
18. A. Jakubski, Badania nad zrębem (neuroglią) systemu nerwowego pijawek. Rozpr. Wydz. mat.-przyrodn. Akad. Um. w Krakowie 1908. T. XLVII. Ser. B.
19. — Untersuchungen über das Stützgewebe des Nervensystems im vorderen und hinteren Körperende der Hirudineen nebst Bemerkungen über deren Neuromerie. Bull. d. l'Acad. d. Sc. d. Cracovie. Cl. d. Sc. math. et nat. Novembre 1908.
20. R. Legendre, Sur la nature du trophospongium des cellules nerveuses d'Helix aspersa et leur cylindraxe. C. R. Soc. Biol. Paris 1905. Bd. Bd. LVIII.
21. — (Ref.) La névroglie des ganglions nerveux d'Helix pomatia. C. R. Assoc. Anat. G. R. Bibliogr. Anat. Suppl. 1907.
22. H. Merton, Über ein intracelluläres Netzwerk der Ganglienzellen von Tethys leporina. Anat. Anz. Bd. XXX.
24. — Über den feineren Bau der Ganglienzellen aus dem Centralnervensystem von Tethys leporina Cuv. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVIII. 1907.
25. H. Möllgaard, Die vitale Fixation des Centralnervensystems. Anat. Hfte. Hft. 131. 1911.
26. E. Müller, Studien über Neuroglia. Arch. f. micr. Anat. Bd. LV. 1900.
27. Fr. Nansen, Die Nervenelemente, ihre Struktur und Verbindung im Centralnervensystem. Anat. Anz. Bd. XVI. 1886.
28. Pflücke, Zur Kenntnis des feineren Baues der Nervenzellen bei Wirbellosen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LX. 1896.
29. B. Rawitz, Das centrale Nervensystem der Acephalen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XX. 1887.
30. E. Rohde, Ganglienzelle und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII. 1893.
31. — Ganglienzelle, Achsencylinder, Punktsubstanz und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXV. 1895.
32. — Die Ganglienzelle. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIV. 1898.
33. — Untersuchungen über den Bau der Zelle. IV. Zum histologischen Wert der Zellen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1905. Bd. LXXVIII.
34. K. C. Schneider, Lehrbuch der vergleich. Histologie der Tiere. Jena 1902.
35. H. Schultze, Die fibrilläre Struktur der Nervenelemente bei Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI. 1879.
36. H. Smidt, Über die Darstellung der Begleit- und Gliazellen im Nervensystem von Helix mit der Golgi-Methode. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. LV. 1900.

37. H. Smidt, Weitere Untersuch. über die Glia von Helix. Anat. Anz. Bd. XIX. 1901.
38. A. Solbrig, Über die feinere Struktur der Nervenelemente bei den Gastropoden. Gekrönte Preisschr. Leipzig 1872.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel III—V.

Sämtliche Figuren wurden mittels des Reichertschen mikrophotographischen Apparates bei Anwendung des Projektionsoculares 4 und Zeissschen Apochromat-Objektivs 4 mm aufgenommen. (Vergr. 400 ×.)

Phot. 1. *Anodonta.* Links das Ganglion, rechts die Ansatzstelle der Commissur durch die Schnittfläche längs getroffen. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Phot. 2. Querschnitt durch das Ganglion bei *Anodonta*, darstellend den Übergang der Gliafibrillen von der Ganglienzellschicht in das Neuropil. Gliazellen scheinbar plasmalos. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Phot. 3. *Anodonta.* Schräger Schnitt durch die Ansatzstelle der Commissur. Anfängliche Gliasepten (oben im Bilde) bilden sich heraus, unten in der näher dem Ganglion gelegenen Partie herrscht noch die für das Neuropil charakteristische Struktur. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Phot. 4. *Helix.* Gliaausbildung in der Ganglienzellschicht nach der Carnoyschen Konservierung. Eisenhämatoxylin (600×).

Phot. 5. *Arion.* Gehirnganglion (links) und die Wurzel des Tentakelnerven (rechts). Das rapide Auftreten der Gliafasern in der Nervenansatzstelle. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Phot. 6. *Arion.* Querschnitt durch die Ansatzstelle der Commissur. An der Peripherie bilden sich aus dem Füllnetz Röhrenscheiden rings um die Nervenfasern heraus, in den mittleren Bildpartien herrscht noch die dem Neuropil eigentümliche Struktur. Weigerts Methode.

Phot. 7. *Arion.* Längsschnitt durch das Neuropil des Gehirns (links oben) und die Ansatzstelle der Commissur. Das starke Gliagerüst endigt frei beim Eintritt ins Neuropil. Rechts im Bilde sind anfängliche Gliasepten zu sehen. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Phot. 8. *Arion.* Querschnitt durch einen kleinen Nervenstamm, den Verlauf der Gliasepten und der Röhrenscheiden rings um die Nervenfasern darstellend. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Phot. 9. *Arion.* Die Füllmasse des gleichen Nervenstammes nach Weigert tingiert.

Phot. 10. *Arion.* Commissur zwischen den beiden Unterschlundganglionhälften. Faserige Gliastruktur tritt scharf auf. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Phot. 11. *Arion.* Querschnitt durch einen großen Nervenstamm. Die Füllmasse und die Gliafibrillen bauen gut sichtbare Röhrenscheiden rings um die Nervenfasern. Fortgeschrittenes Stadium dieses Bildungsprozesses. Gliakerne und Nervenplasma ungefärbt. Neurilemm schwarz. Weigertsche Methode.

Phot. 12. *Limnaeus.* Längsschnitt durch einen ausgezogenen Nervenstamm. Die reihenweise Anordnung der Gliakerne weist auf die Lage entsprechender Septen hin, von denen nur eine (links) tangential getroffen ist. Glia-

fasern in dicke Bündel zusammengeklebt (Folge der Konservierung?) Ohlmacher. Eisenhämatoxylin.

Phot. 13. *Arion.* Ganglionneuropil; die Füllmasse in der Gestalt von unregelmäßigen, membranös-blattartigen, netzigen Fetzen. Die in der Füllmasse verlaufenden Gliafibrillen sind hier schwer zu sehen. Das nervöse Syncytium bleibt ungefärbt. Weigertsche Methode.

Phot. 14. Mittelstarker Nervenstamm von *Limnaeus.* Nur Gliakerne und gröbere Gliafasern schwarz tingiert. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Phot. 15. *Arion.* Querschnitt durch den Tentakelnerv; stärkere Gliasepten, wie sonst aber keine Röhrenscheiden sind zu sehen. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Phät. 16. *Arion.* Querschnitt durch eine weit vom Ganglion gelegene Partie eines Nerven, vollkommen ausgebildete Gliascheiden darstellend. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Phot. 17. *Arion.* Längsschnitt durch einen zusammengezogenen Nerven. Infolge des wellenförmigen Verlaufes verläßt das Septum einige Male die Schnittfläche. Die Verlaufsweise der Fasern im Innern der Septe und die Membrana gliae superficialis sind gut sichtbar. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Phot. 18. *Helix.* Peripherer Teil eines Septum quer getroffen, die Verlaufsweise einzelner Gliafasern illustrierend. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Phot. 19. *Arion.* Das Tentakelganglion und die Ansatzstelle des Tentakelnerven längs getroffen. Starke Gliaseptenausbildung. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Phot. 20. *Paludina.* Querschnitt durch eine starke Nervenwurzel. Charakteristische, radiäre Verlaufsweise der Gliafasern. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Phot. 21. *Arion.* Längsschnitt durch die Ansatzstelle des Tentakelnerven und -ganglions. Der Nervenstamm ist stark zusammengezogen. Scharfe Grenze zwischen dem Neuropil, wo fast gar keine Glia vorkommt (oben) und dem starken Gliagerüst der Nervenwurzel. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Phot. 22. *Arion.* Querschnitt eines der stärksten Nervenstämme. Durch das Verlassen der Septen, Auseinanderweichen und Umbiegen der Gliafibrillen werden Gliascheiden um die Nervenfasern herausgebildet. Noch nicht so fortgeschrittenes Stadium wie auf Fig. 11. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Phot. 23. *Helix.* Commissurwurzelquerschnitt. In den peripheren Partien (oben und unten auf dem Bilde) verlaufen die Gliafasern radiär, wo sie sich in kurze Septen zusammenordnen, in den centralen Partien verlaufen noch die Gliafasern unregelmäßig. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Phot. 24. *Arion.* Längsschnitt durch einen Nervenstamm im ausgedehnten Zustande. Der reguläre Verlauf der einzelnen Gliafasern in der Septe ist gut zu beobachten. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Phot. 25 u. 26. Zwei nahe gelegene Schrägschnitte des Tentakelnerven nahe seiner Eintrittsstelle in das Tentakelganglion. Vgl. auch Fig. 15.

Phot. 25. In der linken Hälfte beginnt starke Gliawucherung, die auf der Fig. 26 ihren Höhepunkt erreicht. Gliafasern verlaufen in den äußerst dicken Gliasepten parallel, draußen geflechtartig. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

# Die Anlage und Ausbildung des Skeletsystems einiger Echiniden und die Symmetrieverhältnisse von Larve und Imago.

Von

**L. von Ubisch.**

(Aus dem zoologischen Institut Würzburg.)

Mit 3 Figuren im Text und Tafel VI und VII.

## Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Aufgabe, Material, Methoden, Nomenklatur . . . . . 119
II. Die Anlage und Entwicklung des definitiven Kalkskelettes von *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus* . . . . . 121
III. Die Anlage und Entwicklung des definitiven Kalkskelettes von *Arbacia pustulosa* . . . . . 128
IV. Vergleich der in Absatz II und III gewonnenen Resultate . . . . 134
V. Einige Punkte über die Entwicklung andrer Echiniden . . . . . 135
VI. Beziehung des Lovénschen Gesetzes zu den gezeigten Symmetrieverhältnissen . . . . . 136
VII. Abnorme Skelet- und Organbildung und ihre Entstehung . . . . . 139
VIII. Die Bildung der Buccalplatten und Mundfüßchen und ihre Lage zur Symmetrieebene . . . . . 142
IX. Über die asymmetrische Lage der Madreporenplatte . . . . . 146
X. Der Übergang der Symmetrieebene des Pluteus in den Imago . . . 151
XI. Zusammenfassung der Resultate und Schlußbetrachtung . . . . . 151
Literaturverzeichnis . . . . . 153
Erklärung der Abbildungen . . . . . 154

### I. Aufgabe, Material, Methoden, Nomenklatur.

In der vorliegenden Arbeit soll versucht werden, ein Bild zu geben von der Entstehung des definitiven Skeletsystems der regulären Seeigel und der Rolle, die dabei die larvalen Kalkstäbe spielen. Es wird sich im Zusammenhang damit Gelegenheit bieten, auf die äußeren Umformungen, die während der Metamorphose eintreten, hinzuweisen.

Die erhaltenen Resultate werden ferner erlauben, für die Beurteilung der Symmetrieverhältnisse der Seeigel einige neue Grundlagen zu gewinnen.

Es stand mir für diese Arbeit vor allem ein reiches konserviertes Material zur Verfügung, das Herr Prof. Giesbrecht an der zoologischen Station zu Neapel im Jahre 1909 gezüchtet hatte und das mir von Herrn Prof. Boveri im Frühjahr 1911 zur Bearbeitung übergeben wurde. Es sei mir erlaubt an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Boveri, für seine freundlichen Ratschläge und das Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Das Material umfaßte erstens eine Serie von ungefähr 20 *Strongylocentrotus lividus*, beginnend mit ganz jungen Seeigeln, die noch die letzten Reste der larvalen Anhänge besaßen, bis zu vollkommen metamorphosierten Tieren von mehreren Millimeter Durchmesser; ferner einige kleine Igel von *Echinus microtuberculatus* und *Arbacia pustulosa*, endlich eine Menge, zum großen Teil in Metamorphose begriffener Larven der drei genannten Species. Die züchterischen Erfolge des Herrn Prof. Giesbrecht verdienen um so mehr Bewunderung, als damals die von englischen Forschern ausgearbeitete Methode, die Larven mit Reinkulturen von Diatomeen zu füttern, noch nicht bekannt war.

Die Objekte waren in neutralem Formol konserviert und in Alkohol oder Nelkenöl aufbewahrt. Mit Ausnahme eines unten beschriebenen *Arbacia*-Seeigels, bei dem es noch ausdrücklich erwähnt werden wird, war bei allen das Skelet tadellos erhalten, und so konnten die in dieser Hinsicht noch vorhandenen Lücken in unsern Kenntnissen ausgefüllt werden.

Während meines Aufenthaltes an der zoologischen Station in Neapel im Winter 1911/12 habe ich selbst einige junge Seeigel gezüchtet. Einige andre, sowie in Metamorphose begriffene Larven aus dem Plancton des Golfs von Neapel verdanke ich Herrn Dr. Baltzer in Würzburg. Die Beobachtungen, die ich an dem Giesbrechtschen Material gemacht hatte, wurden durch die Untersuchung dieser letztgenannten, zum Teil im Leben studierten Objekte in jeder Hinsicht bestätigt.

Bei der Untersuchung des Skeletsystems leistete der Polarisationsapparat von Zeiss gute Dienste, da er die feinsten Kalkbildungen in wunderbarer Deutlichkeit und Schönheit hervortreten läßt.

Da Orientierung und Bezeichnung der Seeigellarven bei den ver-

schiedenen Autoren nicht einheitlich ist, möchte ich zur Verhütung von Mißverständnissen hier angeben, wie in dieser Arbeit verfahren werden soll. Die Plutei sind, wenn nichts besonderes gesagt ist, so orientiert, wie man sie normalerweise schwimmend findet, d. h. mit den Fortsätzen nach oben, dem spitzen Ende nach unten. Wir bezeichnen dann die Seite, auf der Mund und After münden, als Ventralseite, die gegenüberliegende als Dorsalseite. Auf der linken Larvenseite liegt die »Seeigelanlage«. Das Ende, in dessen Nähe der Mund liegt, heißt »Vorder-«, das entgegengesetzte, gewöhnlich spitzere, »Hinterende«. Beim Seeigel sprechen wir dagegen von Oral- und Aboralfläche.

Da in der vorliegenden Arbeit viel von drei verschiedenen Symmetrieebenen die Rede sein wird, sollen zur Vermeidung von Mißverständnissen auch diese konstante Bezeichnungen erhalten. Wir unterscheiden erstens die bei den irregulären Seeigeln deutlich erkennbare Bilateralsymmetrieebene. Bekanntlich hat Lovén in seinen Etudes (21) nachgewiesen, daß sie auch für die regulären feststellbar ist. Wir nennen diese Ebene daher »Lovéns Symmetrieebene« oder kurz: Lovénsche Ebene.

Zweitens haben wir die Bilateralsymmetrieebene, welche am Pluteus ausgeprägt ist. Diese nennen wir die »larvale Symmetrieebene«. Schließlich wird sich herausstellen, daß auch an den regulären Seeigeln, besonders so lange sie sehr jung sind, eine deutliche Bilateralsymmetrieebene nachweisbar ist, die mit der »Lovénschen« nicht zusammenfällt. Diese Ebene läßt sich aus der larvalen in gewisser Weise ableiten und soll daher »Primordialebene des Seeigels« oder kurzweg »Primordialebene« genannt werden.

Diese Bezeichnung ist schon von Lovén für eine Ebene gebraucht worden, die er vermutete, aber in ihrer Lage noch nicht richtig erkannte.

## II. Die Anlage und Entwicklung des definitiven Kalkskelettes von Strongylocentrotus lividus und Echinus microtuberculatus.

Beginnen wir nun mit der Metamorphose bei *Strongylocentrotus lividus* unter besonderer Berücksichtigung des Verbleibs der larvalen Skeletstäbe und der Bildung des definitiven Kalkskelettes.

Fig. 1 stellt einen ausgewachsenen Pluteus in der Stellung dar, die seiner natürlichen Lage während des Lebens entspricht. Mund und After, also die Ventralseite des Tieres, sehen wir uns zugekehrt. In der linken Larvenhälfte liegt die schon recht weit entwickelte »See-

igelscheibe«, die wir im Profil vor uns haben. Dann erkennen wir, von vorn nach hinten gehend, Mund, Ösophagus, Magen, Enddarm und After. Auf beiden Seiten des Magens sehen wir im optischen Schnitt das rechte und linke Cölom eingezeichnet. Von der Seeigelanlage geht der Steinkanal mit Ampulle, Porenkanal und Madreporenöffnung aus, die deutlich links von der Medianebene liegt. Wir erkennen weiter die Wimperschnur und die beiden ventralen, fast zusammenstoßenden Wimperepauletten. Am hinteren Ende liegt ein pigmentierter cilienloser Zellkomplex, der vielfach als »Scheitelplatte« bezeichnet wird. Auf der rechten Seite, etwas hinter den Epauletten liegen die beiden ersten Pedicellarien. Es ist ferner das Skeletsystem eingezeichnet und mit der üblichen Nomenklatur versehen. Ich brauche hierauf nicht einzugehen, möchte nur die Aufmerksamkeit auf drei besonders wichtige Skeletteile richten: Es sind dies der »Dorsalbogen«, der durch Vereinigung der beiden Stäbe der »Präoralfortsätze« gebildet wird und einen Dorn nach hinten entsendet, ferner die Skeletteile des »rechten Postoral-« bzw. rechten »hinteren Dorsalfortsatzes«, denen die beiden oben erwähnten Pedicellarien aufsitzen. Wenn bei der nun erfolgten Zerstörung des larvalen Skelettes Reste und Splitter überall zerstreut auf dem Rücken des jungen Seeigels zu sehen sind, so bilden die beiden Pedicellarien und der charakteristisch geformte »Dorsalbogen« stets sichere Orientierungsmerkmale.

Fig. 2. zeigt einen gleich alten Pluteus von der rechten Seite. Die »Seeigelscheibe« ist also auf der dem Beschauer abgekehrten Seite gelagert und der größeren Übersichtlichkeit wegen nicht angedeutet. Dagegen erkennen wir das Verdauungssystem, Wimperepauletten, Wimperschnüre und Skeletsystem der rechten Seite. Auch wird bei dieser Ansicht die Lage der beiden larvalen Pedicellarien und des Dorsalbogens klarer. Wenn die Seeigelscheibe noch etwas mehr herangewachsen ist, tritt die eigentliche Metamorphose ein. Die Fortsätze schrumpfen zusammen und liegen als dicke Masse, welche die symmetrische Form des jungen Seeigels stört, in der Gegend, die der früheren Lage des Mundes entspricht (Fig. 3)[1].

Die Skeletstäbe der Fortsätze werden gleichzeitig aufgelöst. Oft geht dies aber langsamer als die Einschrumpfung des sie umgebenden Zellmaterials, und dann sehen wir die Nadeln wie auf Fig. 3 lang aus dem Körper des jungen Tieres herausragen.

An der Peripherie dieser Figur erkennen wir außer einem der lang

[1] Fig. 2 und 3 sind in demselben Maßstabe vergrößert.

hervorgestreckten Primärtentakel auch die Stacheln der späteren Corona, auf deren Anordnung weiter unter eingegangen werden soll. Sie werden bekanntlich auf der Seeigelscheibe selbst gebildet und liegen dem entsprechend auf unserer Figur auch deutlich ventral. Ferner sind erkennbar zwei Paare kleiner Stacheln (St.Oc. Fig. 3) — in Wirklichkeit sind natürlich fünf Paare vorhanden — auf deren Bedeutung wir noch zurückkommen. Hier sei nur gesagt, daß wir sie später auf den Ocellarplatten wiederfinden werden.

Auf der Rückenfläche des jungen Seeigels fallen uns sofort jene drei oben erwähnten Orientierungsmerkmale auf: die beiden Pedicellarien und der »Dorsalbogen«. Wir können daher keinen Augenblick zweifelhaft sein, wie wir unser Objekt bezüglich der Längsrichtung entsprechend Fig. 1 und 2 zu orientieren haben. Es ist uns die der rechten Larvenseite entsprechende Aboralfläche des Seeigels zugekehrt. Wir sehen also das Objekt von derselben Seite wie das in Fig. 2 dargestellte. Die beiden Pedicellarien, die wir auf Fig. 1 hintereinanderstehend erkannten, sind daher jetzt nebeneinander gelagert. Das Objekt der Fig. 3 ist gegen das der Fig. 1 um 90° um seine Längsachse gedreht und entspricht in seiner Lage völlig dem der Fig. 2.

An den beiden Pedicellarien oder vielmehr an den Resten der ihnen untergelagerten larvalen Skeletstäbe sowie an dem »Dorsalbogen« beginnt sich ein Kalkmaschennetz auszubilden, die ersten Anfänge dreier Platten, die wir auf späteren Stadien als drei Basalia wiederfinden werden.

Ferner zeigt die Figur zwei neue kleine dreistrahlige Kalkbildungen, die, wie wir sehen werden, die Anlagen zweier weiterer Basalia darstellen, sowie vier kleine vierspitzige Stacheln, die auf den beiden Platten aufsitzen, welche auch die Pedicellarien tragen. Auch diese Stacheln sind später noch lange nachweisbar (»Stacheln des Apicalsystems«, Fig. 3).

Die Zeit, die zur Verwandlung der freischwimmenden Larve in den Zustand der Fig. 3 gebraucht wird, ist äußerst kurz. Die Angabe einiger Autoren, es handle sich um etwa 1 Stunde, kann ich aus eigner Beobachtung an lebenden Tieren bestätigen.

Wenn man die Länge der Zeit ermißt, die für die Vorbereitung der Metamorphose nötig ist und ferner bedenkt, wie lange dann der junge Seeigel noch bis zu seiner völligen Ausbildung braucht, so muß diese Frist sehr kurz scheinen. Aber eine möglichste Abkürzung des Übergangszustandes erscheint allerdings wünschenswert, da das Tier, solange es noch seine Larvenfortsätze besitzt ohne mehr die Wimper-

kränze zum Schwimmen benutzen zu können, von ihnen in der Bewegung gehindert wird und seinen Feinden ganz besonders ausgesetzt sein muß. Ist die Metamorphose vollendet, so wird die Gefahr durch größere Beweglichkeit und geringere Größe des Tieres bedeutend schwächer werden. Später übernimmt dann das Skelet den Schutz seines Trägers.

Das Material des Larvenkörpers wird, soweit es nicht direkt übernommen ist, eingeschmolzen und wohl wieder verwandt (vgl. Théel, 40, u. a.).

Die Stücke des Skeletsystems, die abbrechen, dürften nur einen verschwindend kleinen Teil ausmachen. Vielmehr werden auch die Skeletstäbe durch die bei der Schrumpfung der Fortsätze entstehende Spannung zerbrochen und in den definitiven Körper hineingezogen. Eine Bemerkung von Fewkes (13, S. 10), daß dadurch die Asymmetrie in der Länge der Larvenarme hervorgerufen wird, dürfte aber doch irrtümlich sein. Solange die Skeletnadeln noch ungeknickt und von den Weichteilen umhüllt sind, bleiben sie gleich lang. Verschiedene Länge der einander entsprechenden Fortsätze ist wohl stets pathologisch. Daß dann die Reste der larvalen Kalkstäbe zu neuen Verkalkungscentren werden können, vermutete bereits Bury (8), wenn es seine Abbildungen auch nicht deutlich erkennen lassen.

Betrachten wir nun den etwas älteren Seeigel der Fig. 4. Es sei hier bemerkt, daß diese Abbildung nicht wie die übrigen einen *Strongylocentrotus*, sondern einen kleinen *Echinus microtuberculatus* darstellt. Wie jedoch die Larvenformen dieser beiden Arten sehr ähnlich sind, so stimmt auch die Skeletbildung bei beiden völlig überein, und nur die stumpfere Form der großen Stacheln läßt uns in diesem Stadium erkennen, daß wir es mit *Echinus* zu tun haben. Bury (8) bildet ebenfalls einen *Echinus microtuberculatus* dieses Alters ab, und es kann die völlige Übereinstimmung bezüglich Pedicellarien, Stacheln, Plattenanlage konstatiert werden. Die Übereinstimmung in der Entwicklung beider Formen rechtfertigt ihre Zusammenfassung in diesem Abschnitt.

Es bereitet keine Schwierigkeiten Fig. 4 auf Fig. 3 zu beziehen. Wir erkennen die beiden schon bedeutend weiter entwickelten Basalplatten, welche die Pedicellarien tragen. Auf der rechten Platte ist eine dritte Pedicellarie entwickelt. Diese dritte Pedicellarie tritt auf einer der beiden Platten häufig sowohl bei *Strongylocentrotus* wie bei *Echinus* auf.

Links sehen wir in der dort gelegenen, etwas kleineren Basalplatte

noch deutlich die Reste des Dorsalbogens. Ferner sind zwei neue Basalia hinzugekommen, die wir in Fig. 3 erst als kleine dreistrahlige Kalkbildungen vorfanden, eine rechts oben und eine nach dem Hinterrand zu gelegen. Auf diesen fünf Platten, die eine deutliche bilaterale Symmetrie zeigen, finden wir, entsprechend bilateralsymmetrisch angeordnet, die kleinen Stacheln wieder, deren Anlage wir auf Fig. 3 beobachteten. Eine neue ist nur auf der durch den »Dorsalbogen« gekennzeichneten Platte hinzugekommen.

Weiter nach der Peripherie zu finden wir fünf Gruppen von je zwei Stacheln auf je einer Platte liegen. Es sind dies dieselben Stachelpaare, von denen wir auf Fig. 3 zwei erblickten. Unterhalb der sie tragenden Platten schauen die Köpfchen der fünf Primärtentakel hervor. Schon dies läßt uns vermuten, daß wir es mit den fünf Ocellarplatten zu tun haben, was sich später bestätigen wird.

Auch die größeren Stacheln der Fig. 3 finden wir wieder und können nun ihre Anordnung besser übersehen. Die Figur zeigt uns interradial je drei, einen etwas mehr aboralwärts, zwei mehr oralwärts gelegen. Jeder Stachel wird von einer kleinen Platte getragen, den ersten Interambulacralplatten. Es sei bemerkt, daß ventral noch je ein vierter, mit der Spitze ventral gerichteter Stachel liegt, wie die weiteren Figuren zeigen werden. Wir haben also fünf Gruppen von je vier Stacheln.

Wir wollen nun, wie üblich, die Basalia mit 1—5, die Radialia oder Ocellarplatten mit I—V bezeichnen. Diese von Lovén eingeführte Nummerierung ist bekanntlich keine willkürliche, sondern die Zählung beginnt in einem bestimmten Radius, bzw. Interradius, und schreitet, wenn wir das Tier von der Aboralseite betrachten, entgegen dem Lauf des Uhrzeigers fort. Es wird sich später zeigen, daß die Platte, welche die Reste des »Dorsalbogens« enthält, dem Lovénschen Basale 2 entspricht; wir geben ihr also schon hier diese Bezeichnung. Damit sind zugleich die Nummern für alle übrigen Platten bestimmt.

Wir gehen zu Fig. 5 über, die wiederum einen *Strongylocentrotus lividus* von der Dorsalseite darstellt.

Die Übereinstimmung mit Fig. 4 ist deutlich. Auf den ersten Blick besteht der einzige Unterschied darin, daß sich das apicale Plattensystem völlig geschlossen und seine definitive Lage eingenommen hat. Allerdings ist von einer Centralplatte noch nichts zu sehen. Dieser Seeigel hatte natürlich noch keinen After, ebenso fehlte der Mund.

Über die der Fig. 4 entsprechende Orientierung kann dank den Pedicellarien kein Zweifel sein. Nur trägt in diesem Falle nicht

Basale 5, sondern Basale 3 zwei Pedicellarien. Von dem Dorsalbogen im Basale 2 ist nichts mehr wahrzunehmen, dagegen erkennen wir Basale 4 an seiner geringeren Größe und seiner excentrischen Lage wieder. Auf den Basalia finden wir in der früheren Anordnung die vierspitzigen Stacheln. Nur der Stachel des Basale 4 ist durch fünf Spitzen ausgezeichnet.

Diese Eigentümlichkeit tritt jedoch nicht konstant auf. Wir finden den betreffenden Stachel auch mit vier Spitzen ausgestattet. Aber er zeigt als einziger von den Stacheln des Apicalsystems diese Variabilität. So hatte er am Objekt der Fig. 4 nur drei Spitzen. Es ist dies insofern bemerkenswert, als er der einzige unpaare Stachel ist.

Ferner erkennen wir die fünf Ocellarplatten der Fig. 4, gekennzeichnet durch ihre vierspitzigen Stachelpaare.

Wenn auf Fig. 4 die Identifizierung der Ocellarplatten als solcher nur mit großer Wahrscheinlichkeit zu vermuten war, so läßt Fig. 5 keinen Zweifel mehr zu, da die Platten schon ihre definitive Lage in den Winkeln je zweier Basalia eingenommen haben. Daß wir es aber auf beiden Figuren mit denselben Gebilden zu tun haben, beweisen, wie gesagt, die sie krönenden kleinen Stachelpaare. Von den Primärtentakeln, die von den Ocellarplatten später umwachsen werden (vgl. 23, S. 1167), sind letztere noch weit entfernt. Die Primärtentakel verschieben sich ja erst allmählich in aboraler Richtung, womit eine Verlängerung der Radiärkanäle Hand in Hand geht, denen nun die Ambulacralfüßchen entsprossen.

Obgleich es auf Fig. 4 fast so aussieht, dürfen wir die Ocellarplatten nicht als zur Corona gehörig betrachten. Die Entwicklung von *Arbacia* wird das deutlicher zeigen.

Schließlich sehen wir die fünf Gruppen der interradial liegenden großen Stacheln. Es sind noch wie auf Fig. 4 je vier.

Fig. 6 zeigt dasselbe Objekt von der Seite. Die über den Rücken hervorschauende Pedicellarie ermöglicht die Bestimmung der beiden sichtbaren Basalia als 5 und 1, der Ocellarplatten als V und I. Wir erkennen die kleinen Stacheln der Basalia und Ocellarplatten sowie die großen Stacheln und Primärtentakel. Die Einteilung der Interradien in einzelne an Zahl den Stacheln entsprechende Platten wird bei dieser Ansicht deutlicher.

Schließlich wollen wir denselben Seeigel noch von der Ventralseite besehen. Fig. 7.

Das Objekt hatte, wie die Figur zeigt, noch keinen Mund. Dagegen sind fünf Zähnchen, auf beiden Seiten flankiert von den Kiefer-

anlagen, vorhanden. Es folgen fünf Paare von Buccalplatten, die aber noch keine Mundfüßchen tragen. Bei *Strongylocentrotus lividus* erscheinen diese sehr spät.

Weiter peripher sehen wir ohne deutliche Abgrenzung gegeneinander die Platten der Corona mit den oft erwähnten Stachelgruppen, ferner radiär die Primärtentakel und das erste Paar Ambulacralfüßchen. Ganz an der Peripherie stehen die kleinen Stacheln der Ocellarplatten.

Das apicale Plattensystem nimmt bei unserm Objekt also noch die ganze Aboralseite des Seeigels ein. Der Corona bleibt nur ein schmaler Streif auf der Ventralseite. Noch weiter ventral gelagert war das Gebiet der Corona bei dem Seeigel der Fig. 3. Standen doch auf jenem Stadium selbst die Stacheln der späteren Ocellarplatten fast ventral. Bekanntlich dehnt sich nun die Corona dorsalwärts mehr und mehr aus, während das apicale Plattensystem einen immer unbedeutenderen Teil des ganzen Skelettes ausmacht, im Wachstum also zurückbleibt. Es ist dies insofern interessant, als die beiden Plattensysteme ja im wesentlichen der linken bzw. rechten Seite der Larve entsprechen. Die linke Larvenseite entspricht also schließlich weitaus dem größten Teil der Oberfläche des Seeigels.

Fig. 8 zeigt endlich das apicale Plattensystem eines völlig ausgebildeten *Strongylocentrotus lividus* von 1,86 mm Größe mit After und Mund. In der Mitte finden wir die Centralplatte mit dem zwischen Basale 1 und 5 gelegenen After (*A*, Fig. 8). Es folgen die fünf Basalia, Basale 2 als Madreporenplatte deutlich erkennbar, schließlich die fünf Ocellarplatten noch ausgezeichnet durch die kleinen vierspitzigen Stacheln, die nun aber abzubrechen beginnen, um definitiven Stacheln Platz zu machen. Dasselbe Schicksal erleiden die Jugendstacheln der Basalia wie schon von andern Autoren beschrieben ist[1].

Wir haben nun die Skeletbildung bei *Strongylocentrotus lividus* von der Larve bis zum ausgewachsenen Seeigel verfolgt. Als wichtiges Resultat sei die streng bilateralsymmetrische Anlage der aboralen Platten, noch verstärkt durch die Anordnung der Jugendstacheln, hervorgehoben. Es entspricht die hierin sich offenbarende »Längsachse« des Seeigels der Längsachse des Pluteus, die Oralseite des Seeigels der linken Larvenseite.

Bevor wir nun aus dieser auffallend symmetrischen Anlage des

[1] Mortensen (28, S. 68ff) beschreibt die vierspitzigen Jugendstacheln bei *Sterechinus Neumayeri*, Bury bei *Parechinus microtub.* (ibid.), Agassiz bei *Strongylocentrotus dröbachiensis* (ibid.).

Skeletsystems unsre Schlüsse ziehen, wird es gut sein, festzustellen, ob wir es nicht mit Verhältnissen zu tun haben, die nur für *Strongylocentrotus lividus* und seine nächsten Verwandten zutreffen. Es sei daher die entsprechende Entwicklung an einer sehr abweichend gestalteten Form, an *Arbacia pustulosa* betrachtet.

## III. Die Anlage und Entwicklung des definitiven Kalkskelettes von Arbacia pustulosa.

Die äußere Gestaltung der *Arbacia*-Plutei ist verhältnismäßig kompliziert, und es mögen daher diese schönen Larven etwas genauer dargestellt werden[1].

Fig. 9 stellt einen fast ausgewachsenen *Arbacia*-Pluteus dar. Es fällt zunächst auf, daß zu den Fortsätzen, die wir bei *Strongylocentrotus* fanden, noch zwei neue hinzugekommen sind, nämlich zwei keulenförmige durch einen starken Bügel (»Hinterer Querstab«) verbundene Arme (»Hintere Lateralfortsätze«) am hinteren Pol. Die übrigen Fortsätze sind unschwer zu identifizieren. Auch die innere Anatomie ist der des *Strongylocentrotus* entsprechend, nur bemerken wir, daß die Seeigelscheibe nicht parallel zur Längsachse des Pluteus liegt, sondern schräg nach vorn und ventralwärts verschoben.

Betrachtet man eine größere Anzahl *Arbacia*-Larven, so kommt man zu dem Resultat, daß das Maß dieser Verlagerung verschieden ist. Bei manchen Exemplaren liegt die Seeigelscheibe der Längsachse entsprechend wie bei *Strongylocentrotus*, bei andern ist sie fast völlig auf die Ventralseite verschoben, wieder bei andern ist wie auf der Figur nur der vordere Teil mehr oder weniger der Medianebene genähert. Der Grund für diese sonderbare Erscheinung dürfte wenigstens zum Teil im Verhandensein zweier Muskeln zu suchen sein, die vom hinteren Pol der Larve nach der Seeigelscheibe ziehen. Ich werde über das ausgebildete Muskelsystem der *Arbacia*-Larven an andrer Stelle berichten. Je nach der Kontraktion des einen oder beider Muskeln muß die Anlage verschoben werden. Die Folge ist eine auffallende Verdrängung des Magens, Darms und Oesophagus in die rechte Larvenhälfte. In ihrer Lage fixiert sind nur Larvenmund und After und der dem hinteren Ende zugekehrte Teil des Magens. Auch dort liegen Muskeln, die aber in diesem Fall eine Verschiebung verhindern.

Auf der Figur erkennen wir ferner in der Bildung begriffene Vor-

[1] Die besten Abbildungen von *Arbacia*-Larven sind immer noch die von Joh. Müller (29). Siehe ferner bei Fewkes (13), Agassiz (3 u. 2) Garman u. Colton (15), Lovén (22).

wölbungen der Wimperschnur. Es sind dies die bekannten für *Arbacia* so charakteristischen Aurikeln. Auf den folgenden Oberflächenfiguren werden wir sie deutlicher erkennen.

Das Kalkskelet entspricht den Fortsätzen. Aber wir finden nun eine Eigentümlichkeit, die ich bei *Strongylocentrotus* nie bemerkt habe. An dem hinteren Ende der stärksten Stäbe, nämlich der beiden »Postoral«- und »hinteren Dorsalstäbe« bilden sich bereits die vier ersten definitiven Kalkplatten des Seeigels. Dasselbe bildet Bury (8) bei einem Pluteus von *Echinus microtuberculatus* ab, ja es sind dort sogar schon die auf den Platten sitzenden Stacheln erkennbar. Immerhin scheint mir dies bei *Echinus* eine Ausnahme oder wenigstens nicht die Regel zu sein, da ich Plattenbildung an *Echinus*-Plutei nie gefunden habe, obgleich ich viele Larven daraufhin untersuchte. Dagegen ist es bei *Arbacia* nach meinen Erfahrungen stets der Fall.

Wie wir uns erinnern, wurden bei *Strongylocentrotus* die ersten Kalkplatten an den Skeletresten, die unter den Pedicellarien liegen, und dem Dorsalbogen gebildet. Das gilt auch für *Arbacia*.

Wir finden nämlich hier fünf larvale Pedicellarien. Zwei sitzen wie bei *Strongylocentrotus* auf der rechten Seite über dem »Postoral« bzw. »Hinteren Dorsalfortsatz«. *Arbacia* zeigt nun zwei weitere Pedicellarien an den entsprechenden Stellen der linken Seite. Drei dieser Pedicellarien zeigt Fig. 9 sowie die dort liegenden Platten. Die fünfte Pedicellarie befindet sich auf der Dorsalseite der Larve, ein wenig hinter der Vereinigung der drei Stäbe des Dorsalbogens. Fig. 10, die die Dorsalseite eines *Arbacia*-Pluteus zeigt, läßt uns diese fünfte Pedicellarie sowie die Pedicellarien II und IV erkennen. Ferner sind nun die Aurikeln völlig ausgebildet. Fig. 11 zeigt uns ein entsprechendes Altersstadium von der Ventralseite.

Einen eigenartigen Anblick gewährt eine ausgewachsene *Arbacia*-Larve vom hinteren Ende aus gesehen (Fig. 12).

Die Orientierung würde, selbst wenn das Mundfeld mit seinen Fortsätzen völlig verdeckt wäre, leicht sein, da auf der Ventralseite zwischen den Aurikeln die Wimperschnur zu fehlen scheint. Sie zieht, wie auf Fig. 9 dargestellt, weit oralwärts als Saum eines großen Lappens und muß daher auf Fig. 12 verschwinden.

Ungefähr in der Mitte der uns zugekehrten Fläche sehen wir den »hinteren Querstab« mit den »hinteren Lateralfortsätzen«. Es sei hier auf die Gitterung des »hinteren Querstabes« aufmerksam gemacht. Wir sehen, daß er bereits ventral- und dorsalwärts einige Kalkmaschen treibt, die in ihrer charakteristischen Form noch lange

erkennbar sind. Ferner sehen wir um den Pol gruppiert die Enden von vier Skeletstäben mit den vier oben beschriebenen Pedicellarien und den vier Anlagen definitiver Kalkplatten.

Nehmen wir die sich an dem »hinteren Querstab« bildende Platte hinzu, so kommen wir zu dem Resultat, daß sich die ersten definitiven Kalkplatten nicht wie bei *Strongylocentrotus* ausschließlich auf der rechten, sondern auch auf der linken Larvenseite und dem hinteren Ende bilden. Aber in drei Punkten stimmen beide Formen überein:

1) Die Bildung der ersten definitiven Kalkplatten geht von larvalen Kalkcentren aus.

2) Diese larvalen Kalkzentren sind die Enden der stärksten Skeletstäbe, markiert durch larvale Pedicellarien. (Hinzukommt bei *Arbacia* der starke »hintere Querstab«.)

3) Die ersten definitiven Kalkplatten liegen symmetrisch zu einer Ebene, die, rechtwinklig zur Medianebene des Pluteus gestellt, diesen in eine ventrale und dorsale Hälfte teilen würde. Beide Ebenen haben also eine Linie gemeinsam, die der Längsachse des Kegels entspricht, als welchen wir uns den Pluteus schematisch vorstellen können.

Wie wir oben sahen, ist dagegen die Reihenfolge, in der die ersten Kalkplatten entstehen, bei unsern beiden Formen verschieden. Von den ersten fünf Platten von *Arbacia* sind nur zwei den auf Fig. 4 bei *Echinus* beschriebenen homolog, nämlich die unter den Pedicellarien I und II entstandenen. Es sind dies, wie erinnerlich, die beiden Pedicellarien der rechten Seite des Pluteus. Was aus den drei andern Platten unsers in Fig. 12 abgebildeten *Arbacia*-Pluteus wird, lehrt uns Fig. 13.

Wir sehen einen jungen *Arbacia*-Seeigel von der Aboralseite vor uns. Es sei bemerkt, daß bei diesem Objekt das Kalkskelet an allen sehr ungeschützt liegenden Stellen, besonders also an der Peripherie und den Stacheln ziemlich stark aufgelöst war. Man findet dort daher nur kleine, unregelmäßige Kalkspikeln eingezeichnet. Eine spätere Figur wird die betreffenden Teile besser erkennen lassen. Zum Glück hatten aber die stärkeren und mehr central gelegenen Platten der Auflösung besser widerstanden und traten, wie auf der Figur erkennbar, deutlich hervor.

Wir sehen in der Mitte des Seeigels einen helleren Raum. Es ist dies die »Laterne«, umgeben von dem dunklen Darm. Auf ihn folgt wieder ein hellerer Kreis: die Leibeshöhle im optischen Schnitt gesehen. An der Peripherie finden wir fünf Gruppen von je drei Stacheln, anders angeordnet wie bei *Strongylocentrotus*. Auf ihre Beschaffenheit

und Lage sei erst später eingegangen an der Hand einer Figur, die das Skeletsystem deutlicher zeigt.

Wir wenden uns gleich dem dorsalen Plattensystem zu. Zur Orientierung sei folgendes bemerkt. Fig. 9 und 11 waren beide so gestellt, daß die Ventralseite der Larve dem Beschauer zugekehrt ist. In Fig. 13 sehen wir aber einen Seeigel vor uns und müssen daher das Tier um 90° um seine Längsachse drehen, um die rechte Larvenseite, das ist die Aboralseite des Seeigels vor uns zu haben. Allerdings sahen wir, daß bei *Arbacia* auch die linke Larvenseite und hintere Polfläche Teile der Aboralseite des Seeigels liefern. Aber die weitere Beschreibung wird deutlich machen, daß auch bei *Arbacia* das Centrum des Seeigelrückens der rechten Larvenseite entspricht.

Beziehen wir Fig. 13 auf Fig. 12. Wir können uns dabei nicht, wie bei *Strongylocentrotus*, von den Pedicellarien leiten lassen. Sie waren bei allen mir zur Verfügung stehenden jungen *Arbacia*-Seeigeln schon abgebrochen. Auch würden sie wegen ihrer zum Scheitel vierstrahlig-radiären Anordnung ein schlechtes Merkmal abgeben. Dagegen haben wir andre charakteristische Erkennungszeichen. Unverkennbar ist der »hintere Querstab«, noch immer bestehend aus einem dicken geraden Bügel mit einigen spitz zulaufenden Maschen rechts und links. Die »hinteren Lateralarme« sind verschwunden. Der »hintere Querstab« liegt, wie auf Fig. 12, in der Mitte von vier Platten. Daß diese mit den entsprechenden Platten der Fig. 11 identisch sind, ist leicht festzustellen. Wir finden nämlich bei ihnen noch die Reste der larvalen Skeletstäbe, die wie auf Fig. 12 mit den Enden nach dem »hinteren Querstab« hinweisen.

Die fünf Platten der Fig. 12 wären damit identifiziert. Nun treffen wir aber fünf weitere Platten an: zwei große, mehr central gelegene und drei kleinere peripher gelegene Skeletstücke. Von den beiden neuen größeren Platten ist die links oben gelegene besonders interessant. Denn wir finden in ihr, wie im Basale 2 der Fig. 4, den Dorsalbogen wieder. Da wir nun schon sahen (S. 130), daß die beiden am meisten centralwärts gelegenen der fünf ersten Platten den Basalia 3 und 5 bei *Strongylocentrotus* homolog sind (da sie an derselben Stelle der rechten Larvenseite entstehen und die Pedicellarien I und II tragen), so bereitet es uns keine Schwierigkeiten mehr, das dorsale Plattensystem des *Arbacia*-Seeigels der Fig. 13 mit dem von *Strongylocentrotus* zu homologisieren: Basale 3 und 5 sind bekannt, Basale 2 durch die Reste des »Dorsalbogens« markiert. Folglich muß die große rechts oben liegende Platte der Fig. 13 Basale 1 sein. Der Lage nach kann

ferner der »hintere Querstab« nur als Basale 4 angesprochen werden. Basale 4 ist also bei *Arbacia* wie bei *Strongylocentrotus* lange Zeit weitaus am kleinsten.

Wir haben nun auf Fig. 13 noch die fünf kleinen exzentrisch gelegenen Platten zu bestimmen, von denen zwei durch larvale Kalkreste ausgezeichnete schon auf Fig. 12 vorhanden waren. Nach der Lage dieser fünf Platten kann kein Zweifel sein, daß wir es mit den fünf Ocellarplatten zu tun haben, obgleich sie noch nicht in Connex mit den Primärtentakeln sind. Ich erwähnte anläßlich der Fig. 4, daß es im Beginn der Bildung der Ocellarplatten fast so aussieht, als gehörten sie zur Corona, und daß sie erst später ihre mehr centrale Lage in den Winkeln der Basalia einnehmen, daß man sie aber trotzdem nicht als zur Corona gehörig betrachten dürfe. Fig. 13 rechtfertigt diesen Satz. Denn bei *Arbacia* ist es augenscheinlich, daß die Ocellarplatten zum apicalen Plattensystem gehören. Auch werden, wie Fig. 12 zeigt, zwei von ihnen (IV und V) genau wie die Basalia 2 und 3 gebildet.

Die Oralseite des in Fig. 13 von der Aboralseite dargestellten *Arbacia*-Seeigels zeigt nichts besonderes (Fig. 14). Sie läßt uns in der Mitte die Laterne mit dem schon gebildeten Mund erkennen. Es folgen nach der Peripherie zwei Paar Ambulacralfüßchen und die Primärtentakeln. Schließlich auf der Peripherie selbst die eigenartigen großen Stacheln.

Wir wollen nun an dem in Fig. 15 dargestellten älteren *Arbacia*-Seeigel die Probe machen, ob wir bei unsrer Benennung der apicalen Platten der Fig. 13 das Richtige getroffen haben. Zuerst sei jedoch eine kurze Bemerkung hinsichtlich der peripheren Stacheln eingefügt.

Wir finden sie auf allen Abbildungen junger *Arbacia*-Igel wieder. So bei Lovén (22 und 21). Seine Abbildungen entsprechen meinen Figuren. Nur ist bei ihm noch ein vierter spatelförmiger Stachel abgebildet, an dessen Stelle sich bei meinem Objekt ein kleiner stumpfer Stachel vorfindet (*St*, Fig. 15). Sein Exemplar ist offenbar älter, denn es zeigt auch sonst viele Pedicellarien, Stachelknospen usw. Weitere Abbildungen finden sich bei Agassiz (3), Garman und Colton (15). Jedoch sind bei all diesen Figuren die einzelnen Skeletplatten nicht unterscheidbar.

Über die Natur dieser Stacheln finden sich verschiedene Notizen. Fewkes (14) begnügt sich mit einer kurzen Beschreibung und hält sie für Reste von Schwimmorganen, die funktionslos geworden sind. Garman und Colton (15) fügen hinzu, daß die junge *Arbacia* ihre

Bewegungen unterstütze "by pushing downward and laterally with its spatulate spines" (Vol. II, p. 253).

Ich kann hinzufügen, daß sich an der Basis der Stacheln dieselben Muskeln wie an fertigen Stacheln vorfinden. Ob es sich bei den Bewegungen um Schwimmbewegungen handelt, ist allerdings eine andre Frage. Gewöhnlich sinken die jungen Seeigel sofort nach Beendigung der Metamorphose zu Boden. Vielleicht ist es bei *Arbacia* anders. Diese jungen Tiere sind außerordentlich flach und durch den breiten Stachelkranz wird die Reibungsfläche so stark vergrößert, daß man sich die kleinen Seeigel gut schwebend vorstellen kann. Dann würde auch der Benutzung der Stacheln als Ruderorgane nichts mehr im Wege stehen.

Vergleichen wir nun das apicale Skelet der Fig. 13 und 15. Wir haben auf Fig. 15 einen weit entwickelten Seeigel vor uns; es zeigen sich keine Zwischenräume mehr zwischen den einzelnen Platten. Beginnen wir mit der Identifizierung der Basalia, die als die fünf größten Platten auffallen. Von ihnen ist eine durch geringere Größe und schmalere Form ausgezeichnet. Nach unsern bisherigen Erfahrungen dürfen wir in ihr Basale 4, das zuletzt entsteht und an Größe hinter den andern Basalia zurückbleibt, vermuten. Und wirklich finden wir in dieser Platte in charakteristischer Lagerung und Form den letzten Rest des hinteren Querstabes. Damit sind auch die übrigen Platten bekannt. Außerhalb der Basalia sehen wir in ihrer definitiven Lagerung die Ocellarplatten, mit denen der Fig. 13 unschwer zu vergleichen.

Von den drei spatelförmigen Stacheln jedes Interambulacrums steht der mittlere etwas mehr ventralwärts als die beiden andern. Er ist daher von dem zugehörigen Basale durch eine kleine Platte getrennt. Die Hohlseiten aller Spatel sind aboralwärts, die Stacheln ihrer Länge nach dagegen schräg oralwärts gerichtet. Den radiär gelegenen stumpfen Stachel erwähnte ich schon oben. Außerdem zeigt Fig. 15 eine Anzahl Pedicellarien und Stacheln in Bildung.

Schließlich ist neu hinzugekommen die den After umgebende Centralplatte, die bei dem Objekt der Fig. 15 noch deutlich aus vier Plättchen zusammengesetzt ist. Sie entstehen getrennt und liegen im Anfang ihrer Bildung vor den Basalia 1, 2, 3 und 5, also symmetrisch zur Symmetrieebene. Erst später findet eine Verschiebung statt, welche sie die in der Figur wiedergegebene Lage einnehmen läßt. Gleichzeitig beginnen die Plättchen dann um den After zu verwachsen. Die Entstehung der Centralplatte ist bei den verschiedenen Seeigeln sehr wechselnd wie auch ihre definitive Gestaltung. Lovén (21) beschreibt

sie wie ich bei *Arbacia*, Agassiz ebenso ihr Entstehen aus mehreren Platten (4). An andrer Stelle erwähnt er, daß die Centralplatte vor allen andern entstünde.

Zum Schluß wollen wir noch einen Blick auf die in Fig. 16 dargestellte Oralseite derselben *Arbacia* werfen. In der Mitte liegt die Laterne des Aristoteles. Mund, Zähne, Kiefer, Muskeln sind deutlich erkennbar. Es folgen dann auf dem Mundfeld fünf Füßchen, auf deren Anordnung unten eingegangen werden wird. Sie werden eingefaßt von den Anlagen von fünf Platten, zu denen noch fünf weitere ohne Mundfüßchen hinzukommen. Es sind dies die zehn Buccalplatten, die wir auch bei *Strongylocentrotus*, Fig. 7, kennen lernten. Auf Fig. 7 waren die Buccalplatten schon bedeutend weiter ausgebildet, aber noch kein einziges Mundfüßchen vorhanden. Es gilt also für *Arbacia* wie für *Strongylocentrotus* der Satz, daß die Buccalplatten vor den zu ihnen gehörigen Mundfüßchen entstehen können. Lovén wirft (21, S. 27) die Frage auf, ob die Buccalplatten nicht ihrer Entwicklung nach zur Corona gehören. Unsre Figur beantwortet dies dahin, daß sie weit entfernt von der Corona angelegt werden und sich ihr erst später infolge ihres Wachstums nähern.

Die Corona besteht im innersten Ring aus je einer Ambulacral- und einer kleinen Interambulacralplatte. Dann folgen die Fußplatten der spatelförmigen Stacheln und die oben erwähnten fünf radiären Plättchen.

### IV. Vergleich der in Absatz II und III gewonnenen Resultate.

Wir haben nun die Skeletbildung von *Strongylocentrotus* und die damit völlig übereinstimmende von *Echinus*, sowie diejenige von *Arbacia* vom Pluteus bis zum fertigen Seeigel kennen gelernt. Als Resultat ist zu sagen, daß im einzelnen nicht unbeträchtliche Verschiedenheiten bestehen:

Verschieden ist die Reihenfolge der Entstehung der Platten. Bei *Strongylocentrotus* sind die ersten Platten ausschließlich Basalia, bei *Arbacia* drei Basalia und zwei Ocellaria. Verschieden ist ferner die Rolle, welche die Oberfläche des Pluteus bei der Bildung der Oberfläche des Seeigels spielt. Bei *Strongylocentrotus* liefert ausschließlich die rechte Larvenseite die Aboralseite des Seeigels, bei *Arbacia* kommt Hinterende und hinterer Teil der linken Larvenseite hinzu. Verschieden ist die Anordnung und Beschaffenheit der Stacheln. Bei *Strongylocentrotus* finden wir interradiale Vierergruppen, bei *Arbacia* zuerst einen Kranz von interradialen Dreiergruppen.

Schließlich zeichnet sich *Strongylocentrotus* durch kleine vier- bis fünfspitzige Jugendstacheln aus, während die entsprechenden Gebilde bei *Arbacia* keulenförmig sind.

Gemeinsam ist dagegen das Vorhandensein von später verschwindenden »Jugendstacheln«, wenn diese auch bei *Arbacia* anders gestaltet und gelagert sind als bei *Strongylocentrotus* und *Echinus*.

Gemeinsam endlich ist beiden Formen — und dies ist das wichtigste der gewonnenen Resultate — die streng bilateralsymmetrische Lage aller Platten zu einer Ebene, welche die Längsachse des Pluteus enthält und die den Pluteus in eine Ventral- und Dorsalhälfte teilt.

## V. Einige Punkte über die Entwicklung andrer Echiniden.

In der Literatur finden sich verhältnismäßig wenig Angaben über die von uns betrachteten Vorgänge. Erstens sind die jungen Stadien natürlich schwer zu finden, so daß die Zahl der beschriebenen Exemplare verhältnismäßig gering ist. Aber auch diese wenigen Tiere konnten meist nicht bestimmt werden. Schließlich war durch die Art der Konservierung oft das Kalkskelet zerstört. Was sich trotzdem über dessen Bildung an Angaben findet, läßt sich fast immer mit meinen Beobachtungen gut vereinigen. Im einzelnen sind natürlich Abweichungen vorhanden und können nicht überraschen. Eine Figur, die sich mit den meinigen schwer in Einklang bringen läßt, findet sich bei Mortensen (28, Taf. XI). Es ist dieser Fall besonders deswegen interessant, weil es sich um *Rhynchocidaris diplopora* handelt, einen der mit Brutpflege ausgestatteten antarktischen Seeigel. Die Jungen machen also kein eigentliches Pluteusstadium durch, und es wäre daher begreiflich, wenn sich auch in der Skeletbildung bedeutende Abweichungen zeigten. Auf Fig. 2 l. c. sind fünf Buccalplatten abgebildet, die interradial gelegen sind. Denken wir uns die andern fünf Buccalplatten hinzu, so müßten diese bei den in der Figur herrschenden Größenverhältnissen im wesentlichen radiär zu liegen kommen. Das kann aber nicht der Fall sein, da die zehn Buccalplatten ja später von den Mundfüßchen durchbohrt werden, die naturgemäß rechts und links des dazugehörigen Radius liegen.

Herr Dr. Mortensen hatte die Liebenswürdigkeit, mir auf meine Bitte einige Exemplare der gleichen Species zuzusenden. Das fragliche Objekt ist leider nicht mehr vorhanden. Aber unter den andern Tieren fand sich eines, das dem abgebildeten recht gut entspricht, wenn es auch nach der Größe der Buccalplatten zu urteilen etwas jünger ist. Bei diesem Exemplar liegen nun die schon vorhandenen Buccal-

platten in derselben Lage zum entsprechenden Radius wie auf meinen Abbildungen. Was die spätere Verlagerung auf dem von Mortensen gezeichneten Seeigel veranlaßt, ob Wachstumserscheinungen oder ähnliches, läßt sich kaum feststellen. Für uns genügt die Tatsache, daß prinzipiell auch bei *Rhynchocidaris* die Übereinstimmung mit meinen Beobachtungen vorhanden ist.

Sehr interessant wäre eine Vervollständigung unsrer Kenntnisse hinsichtlich der Irregulären.

Théel (39) gibt allerdings einige Abbildungen von jungen *Echinocyamus pusillus*, aber die Skeletverhältnisse sind nicht so klar dargestellt, daß man ein definitives Urteil fällen kann. Es läßt sich nur soviel sagen, daß seine Angaben mit den meinen über die Regulares nicht in Widerspruch stehen. Bemerkenswert ist, daß auch bei *Echinocyamus pusillus* der Dorsalbogen ein Verkalkungscentrum abgibt und um sich eine Platte bildet. Diese Platte wird bei *Echinocyamus* vom Porenkanal durchbohrt.

Daß auch bei *Echinocardium* (*cordatum* oder *mediterraneum*) die larvalen Skeletstäbe und der Dorsalbogen Verkalkungscentren sind, konnte ich beobachten. Ferner ist interessant, daß, wie einige Autoren bemerkt haben, die kleinen Irregulares im Anfang regulär erscheinen und erst später ihre ovale Form annehmen.

Eine genaue Beschreibung der Skeletanlagen von Spatangiden und Clypeastriden ist äußerst wünschenswert.

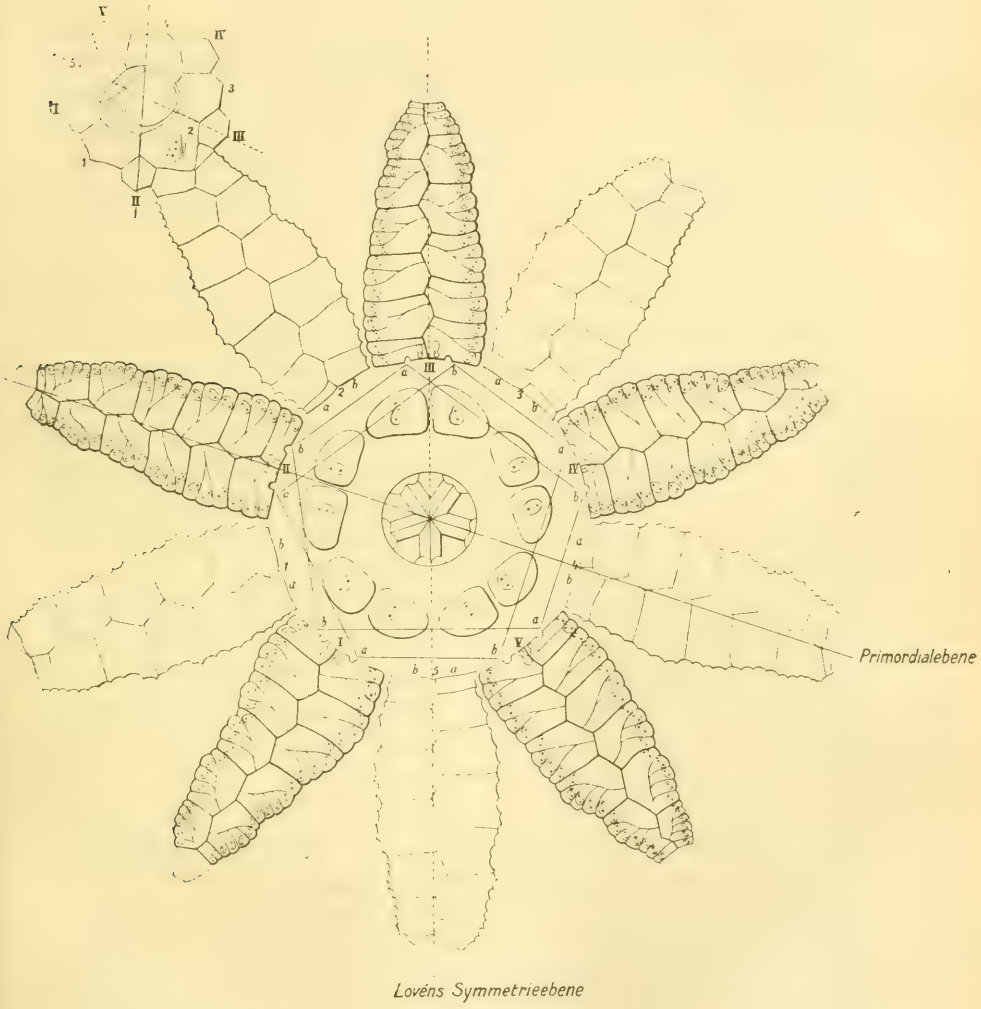
## VI. Beziehung des Lovén'schen Gesetzes zu den gezeigten Symmetrieverhältnissen.

Die Nummerierung der Ambulacral- und Interambulacralplatten stammt bekanntlich von Lovén. Er ging dabei von den Irregulären aus, die er so orientierte, daß bei Ansicht der Oralseite das Bivium auf der Figur nach unten, das Trivium nach oben gerichtet war. Die Nummerierung beginnt mit dem untersten linken Ambulacrum bzw. Interambulacrum und schreitet im Sinne des Uhrzeigers nach oben und rechts von I—V fort. Ebenso werden die regulären Seeigel nummeriert und orientiert (Textfig. 1). Es ist erinnerlich, daß, obgleich man bei diesen kein Bivium und Trivium äußerlich unterscheiden kann, durch Lovén u. a. konstante Eigentümlichkeiten im feineren Bau der das Peristom begrenzenden Platten festgestellt wurden, die für Irreguläre und Reguläre übereinstimmen. Es fällt dabei die Madreporenplatte in das zweite Basale.

Die Lovénsche Nomenklatur ist allgemein angenommen und ihre

Zahlen haben also eine bestimmte Bedeutung. Sie fixieren die Lage der benannten Platten zur Symmetrieebene der Irregulären und der dieser Ebene entsprechenden der Regulären.

Ich habe mich bereits derselben Zahlen zur Bezeichnung der Basalia




**Textfig. 1.**
*Toxopneustes dröb.*, nach LOVÉN.

und Ocellarplatten bedient. Dies darf aber nur geschehen, wenn die von mir nummerierten Platten mit den von LOVÉN ebenso benannten identisch sind. Ob das der Fall ist, läßt sich am leichtesten durch die

Nachprüfung erweisen, ob das von mir mit »2« bezeichnete Basale wie bei Lovén die Madreporenplatte ist. Trifft das zu, so ist auch die Zählung der übrigen Platten mit der Lovénschen identisch.

Fig. 1 zeigt uns die Mündung des Porenkanals, die den Öffnungen der späteren Madreporenplatte entspricht, dicht links neben dem unpaaren Dorn des »Dorsalbogens«. Die Mündung des Porenkanals liegt auf der dem Beschauer abgewandten Rückenseite des Pluteus. Der »Dorsalbogen« liefert aber, wie seine Reste erkennen lassen, die von mir mit Basale 2 bezeichnete Platte indem er sich mit Kalkmaschen umgibt (vgl. Fig. 4). Schon hieraus läßt sich entnehmen, daß in diese Platte auch die Madreporenöffnung münden wird, mein Basale 2 also mit dem Lovénschen übereinstimmt.

Gewöhnlich ist die Madreporenöffnung an so jungen Seeigeln nicht erkennbar. Nur bei einem von mir in Neapel im Winter 1911/12 gezüchteten *Echinus microtuberculatus* vermochte ich sie nachzuweisen; sie lag in der von mir als Basale 2 bezeichneten Platte dicht neben dem Jugendstachel dieses Skeletstückes. In Fig. 4a ist ein Teil der Aboralseite dieses Objektes dargestellt. Über die Orientierung konnte dank der Jugendstacheln und Pedicellarien kein Zweifel herrschen. Wir sehen Basale 2 mit seinem Jugendstachel, dicht daneben die Madreporenöffnung. Ferner ist ein Teil der Basalia 3, 5, 1, letzteres mit Jugendstachel, eingezeichnet.

An den Objekten, die in Fig. 4, 5, 13, 14, abgebildet sind, war die Öffnung nicht sichtbar, sie wird hier offenbar durch den benachbarten Jugendstachel verdeckt; ihre Lage ist durch ein Kreuz bezeichnet.

Bei der Wichtigkeit, welche die richtige Bestimmung des Basale 2 hat, konnte ich mich nicht mit dem einen Objekt begnügen, das die Madreporenöffnung deutlich zeigte.

Es läßt sich aber auch auf andere Art der Beweis führen, daß die Madreporenöffnung dem Basale 2 angehört. Stellen wir uns die Basalia der Fig. 4 auf der uns zugewandten rechten Larvenseite der Fig. 2 so gelagert vor, wie sie dort später entstehen. Basale 4 käme dann an das larvale Hinterende zu liegen, Basale 5 und 3 unter die beiden Pedicellarien I und II, also auch bedeutend weiter hinten als der Porenkanal mündet. Dagegen liegen Basale 1 und 2 in der fraglichen Höhe, Basale 1 der Ventralseite, Basale 2 der Dorsalseite des Pluteus genähert. Da der Porenkanal bei der Larve dorsal mündet, da er ferner beim Seeigel ein Basale durchbohrt, kann nur unser Basale 2 in Frage kommen.

Schließlich wurden Rekonstruktionen von Schnitten hergestellt, deren Orientierung durch die Pedicellarien sehr erleichtert wurde.

Auch diese Schnitte zeigten die Mündung des Porenkanals auf der von unserem Basale 2 eingenommenen Stelle.

Es kann also über die Identität von Lovéns und meinem Basale 2, mithin der ganzen Nomenklatur kein Zweifel herrschen.

Damit kommen wir zu einem sehr merkwürdigen Resultat. Lovén orientiert die regulären Seeigel, die anscheinend keine Bilateralsymmetrie besitzen, anatomisch entsprechend den mit deutlicher Symmetrieebene ausgestatteten Irregulären.

Diese Symmetrieebene geht durch Interradius 5 und Radius III. Die am jungen Seeigel durch die bilaterale Anlage der apicalen Platten markierte Symmetrieebene, die ich im einleitenden Kapitel als »Primordialebene« bezeichnete, geht durch Interradius 4 und Radius II. In den Figuren ist Lovéns Symmetrieebene durch eine punktierte, die Primordialebene durch eine ausgezogene Linie angedeutet.

Seit die Entwicklung des jungen Seeigels auf der linken Larvenseite bekannt ist, hat das Problem, wie aus einem deutlich bilateralsymmetrischen Tier ein äußerlich radiäres entstehen konnte, eine große Zahl von Forschern beschäftigt. Als Erklärung diente schließlich die durch die Crinoiden nahe gelegte Annahme, daß die Echinodermen zeitweise festsitzende Tiere wurden und dabei radiäre Form annahmen. Es scheint allerdings der sessile Zustand radiäre Anordnung der Organe zu begünstigen, wie uns Pflanzen und Cölenteraten zeigen. Aber diese Annahme erklärt nicht das »wie«, sondern nur das »warum«. Als »Achse« der Regulären wird gewöhnlich die vom Mund zum After aufsteigende Linie bezeichnet. Es ist nun Lovéns großes Verdienst, gezeigt zu haben, daß diese Achse nur eine geometrische Bedeutung hat, daß Unregelmäßigkeiten vorhanden sind, die die Radiärform stören und eine Symmetrieebene vermuten lassen. Ich glaube, daß mit der Erkenntnis, daß die jungen Seeigel einen bilateralsymmetrischen Bau besitzen, daß sie eine »Vorn-hintenachse« aufweisen, die mit der »Vorn-hintenachse« der Plutei zusammenfällt, ein Teil der Schwierigkeit beseitigt ist. Allerdings bleibt nun die weitere Frage: Wie kommt die Drehung der Symmetrieebene um 90° zustande? Bevor ich hierauf eingehe, mögen einige Abnormitäten betrachtet werden, die Haacke (18) zur Bekämpfung der Lovénschen Schlüsse Anlaß gegeben haben.

## VII. Abnorme Skelet- und Organbildungen und ihre Entstehung.

Bei einer großen Anzahl bekannt gewordener Exemplare finden sich Unregelmäßigkeiten des Skelets und des Baues der inneren Organe.

Eine Aufzählung der einzelnen Fälle würde zu weit führen, sie finden sich in der citierten Literatur[1].

Es handelt sich um folgende Veränderungen:

1) Wir haben Angehörige der verschiedensten normalerweise fünfstrahligen Ordnungen mit strenger vier- oder sechsstrahliger Symmetrie. (Es entspricht diese Gruppe der von Bateson (5) unter 1 und 3 und zum Teil 2 zusammengestellten Fällen). Entweder kommen hinzu oder fehlen nur ein Radius, oder ein Interradius, oder beide sind verdoppelt oder an Zahl um eins verringert. Das Wichtige dabei ist, daß das überschüssige oder fehlende Stück nicht in allen Fällen an dasselbe Antimer gebunden ist, sondern diese Abnormität auf jeden Radius bzw. Interradius fallen kann.

2) Wir haben eine Menge Fälle, in denen die Fünfstrahligkeit nur unvollkommen ist, indem der fehlende Teil noch restweise vorhanden oder durch einzelne Platten, z. B. die Ocellar- oder Genitalplatte, angedeutet wird, obgleich das zugehörige Ambulacrum oder Interambulacrum zum größten Teil fehlt (Bateson (5), Gruppe 2 zum Teil und Gruppe 4). Auch hier kann jedes Fünfteil des Seeigels betroffen sein. Dieser Umstand ist es besonders, der Dönitz (12) mit Einschränkung und Haacke (18) mit Betonung die Überzeugung aussprechen ließ, daß die Echiniden strenge Radiärtiere seien, da dieses willkürliche Fehlen oder Verdoppeltsein eines Antimers die Gleichwertigkeit der fünf Teile beweise.

3) Es ist eine Reihe von Fällen regulärer Seeigel zu erwähnen, in denen die Zahl der Platten usw. zwar normal ist, die Tiere aber so geformt sind, daß eine deutliche Bilateralsymmetrie entsteht. Ich kann die bekannten Exemplare um eine *Arbacia pustulosa* vermehren, die ich der Freundlichkeit des Herrn H. Müller vom zoologischen Institut in Leipzig verdanke. Die Centralplatte ist derart länglich gestaltet, daß nur vier Basalia sie wirklich begrenzen, Basale 4 ist bedeutend kleiner als die andern und wird durch Basale 3 und 5 von der Centralplatte abgedrängt. Auch diese Fälle sind bezüglich unsrer Symmetrieebene regellos.

4) Schließlich gibt es Tiere, bei denen einzelne Abnormitäten vorkommen, bestehend in Vermehrung oder Fehlen einer oder mehrerer Platten, verminderter Durchbohrung der Basalia, Verbeulungen usw. Die bekannten Fälle möchte ich durch die Erwähnung eines Exemplares von *Stylocidaris* Sp. aus dem Golf von Neapel ergänzen, dessen

[1] 5, 6, 7, 10, 11, 12, 16, 18, 19, 22, 28, 30, 31, 32, 33, 34, 37, 38, 40, 41.

Basale 4 zwei Genitalporen aufweist und auch mit zwei Ausführgängen des betreffenden Ovars in Verbindung stand.

Alle diese Fälle haben offenbar keine Beziehung zu einer Symmetrieebene. Aber daraus zu schließen, daß keine solche vorhanden ist, scheint mir nicht gerechtfertigt. Im übrigen glaube ich wie HAACKE, daß die Ambulacren in der Tat gleichwertig sind, weil sie sich wohl erst zu einer Zeit entwickelt haben werden, in der das Echinoderm bereits einen Ringkanal besaß. Aber es ist die Frage zu stellen, ob man darum das ganze Tier als ursprünglich radiär ansehen muß.

Der Seeigel entwickelt sich bekanntlich aus zwei getrennten Anlagen, der von vornherein fünfteiligen Oralseite und der streng bilateralen (s. o.) Aboralseite. Die Organisation der Oralseite wird bestimmt von dem Wassergefäßsystem. Nach seiner Form richten sich alle andern Organe. Da nun die Radiärgefäße sehr weit aboralwärts wachsen, mußte sich auch das Skeletsystem dieser Seite der Anordnung der übrigen Organe anpassen, und verliert in dem Maße, in dem das Tier älter wird, seinen bilateral-symmetrischen Charakter. Daß die scheinbar radiale Anordnung des Plattensystems lediglich eine Anpassung an die Lage der andern Organe ist, das beweisen außer der Entwicklungsgeschichte eben die vielen Unregelmäßigkeiten. Wäre die Aboralseite ihrer Anlage nach radiär, so müßten, da sie im Beginn von der Oralseite völlig unabhängig ist, in allen Fällen, in denen zum Beispiel vier oder sechs Ambulacra vorhanden sind, trotzdem fünf Basalia usw. auftreten. Ist man anderseits geneigt, eine causale Harmonie zwischen beiden Anlagen anzunehmen, so müßte in allen Fällen die Erhöhung oder Verminderung der Radien usw. für beide gelten. Das ist aber oft nicht der Fall.

Alle die erwähnten Abnormitäten können überhaupt nicht zur Entscheidung unsrer Frage benützt werden. Denn sie sind offenbar ohne phylogenetische Bedeutung. Eine solche könnten wir nur dort diskutieren, wo Abweichungen von der normalen Entwicklung in allen Fällen gleichartige Mißbildungen hervorrufen. Wir werden später solche Fälle kennen lernen.

Über die Entstehung der Mißbildungen läßt sich natürlich nichts Bestimmtes sagen, bevor das Experiment hier eingegriffen hat.

Doch muß man sie in zwei Gruppen scheiden: Erstens sind alle die Fälle zu nennen, in denen einzelne Platten vermehrt oder vermindert sind, ohne die Hauptorgane des Tieres in Mitleidenschaft zu ziehen. Da wir gesehen haben, daß bei der Bildung des definitiven

Kalkskelets larvale Kalkcentren eine Rolle spielen, so liegt die Vermutung nahe, daß die nicht seltenen larvalen Skeletmißbildungen, die wohl meist durch äußere Einflüsse hervorgebracht werden, oft die Veranlassung sind.

Zweitens haben wir es mit kleinen Abnormitäten, wie z. B. zwei Ausführgängen oder völligem Schwund eines Ovars zu tun. Diese Fälle sind wohl, soweit äußere Verletzungen nicht in Frage kommen, durch Unregelmäßigkeiten bei der Embryonalentwicklung bedingt.

Hierher gehört schließlich auch die wichtigste Gruppe, die uns einen Radiärkanal und dem folgend ein ganzes Antimer zu viel oder zu wenig zeigt. Die Radiärkanäle entstehen als Aussackungen des im Beginn eine Blase darstellenden Hydrocols. Was dort Unregelmäßigkeiten hervorrufen kann, entzieht sich gänzlich unsrer Kenntnis.

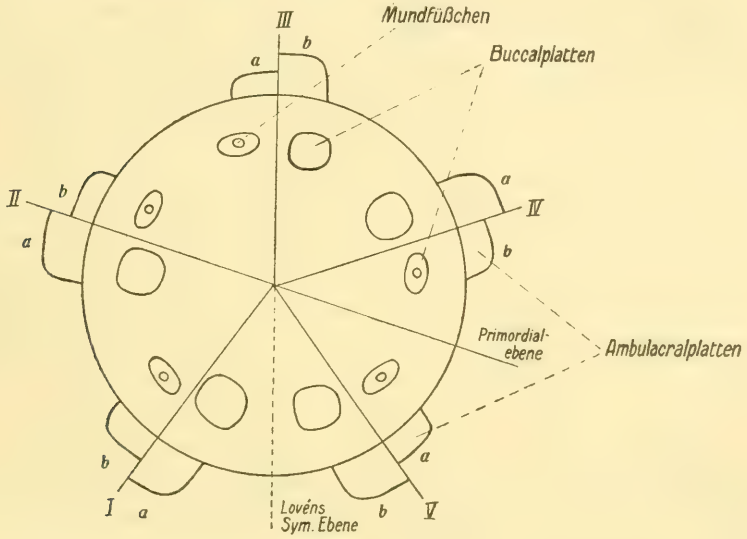
Wir kommen zu dem Resultat, daß die Variabilität in den Radien und Interradien der Seeigel hervorgebracht wird durch Unregelmäßigkeiten in der Embryonalentwicklung, die keinen Schluß erlauben über die Frage, ob radiär oder bilateral-symmetrisch, da sie regellos auftreten.

## VIII. Die Bildung der Buccalplatten und Mundfüßchen und ihre Lage zur Symmetrieebene.

Lovén hat in seinen berühmten Études gezeigt, daß auch das ventrale Plattensystem nicht streng radiär-symmetrisch ist. Er stellte fest, daß sich die an das Mundfeld (Peristom) grenzenden Ambulacralplatten ihrer Größe nach in zwei Gruppen scheiden lassen, die den Formeln *Ia, IIa, IIIb, IVa, Vb* und *Ib, IIb, IIIa, IVb, Va* entsprechen (vgl. Textfig. 1). Er beschreibt, daß auch die auf dem Mundfeld selbst liegenden zehn Buccalplatten und die sie durchbohrenden Mundfüßchen unpaar angelegt werden und teilt uns (21, S. 27) hierüber für einen jungen *Toxopneustes dröbachiensis* von 2 mm Durchmesser Genaueres mit.

Dieser hatte bereits seine zehn Buccalplatten, von denen die der Formel *Ia—Vb* angehörenden größer als die andern waren. Von den Mundtentakeln waren dagegen erst fünf vorhanden und diese lagen in den kleineren Platten der Formel *Ib—Va*. Danach trifft das Lovénsche Gesetz auch für die Anordnung der ersten fünf Mundtentakel zu. Textfig. 2 erläutert die Lovénschen Befunde in schematischer Weise. Der innerhalb des Ringes befindliche Raum stellt das Peristom dar. Eingezeichnet sind ferner die fünf Radien und je das erste Paar der Ambulacralplatten, welche die erwähnten Unterschiede

in der Größe erkennen lassen, wobei zu bemerken ist, daß sie im Schema stark übertrieben wird (vgl. Textfig. 1). Ferner sehen wir die zehn Buccalplatten, die fünf kleineren durch den Besitz je eines Mundfüßchens ausgezeichnet. Ein Blick auf die Figur läßt die von Lovén betonte Übereinstimmung in den Größenverhältnissen von Ambulacralplatten und Buccalplatten sofort erkennen.




Textfig. 2.

Ich habe nun auf die betreffenden Verhältnisse die mir zur Verfügung stehenden Seeigel untersucht, und die gewonnenen Resultate sind überaus interessant.

Ich führe die Formeln für die fünf ersten Mundfüßchen der sechs Exemplare an, die sich auf dem Entwicklungsstadium befanden, in dem das zweite Paar der Mundfüßchen noch nicht angelegt ist. Darunter folgt zum Vergleich die entsprechende Formel des *Toxopneustes drōbachiensis* von Lovén, der im Schema Textfig. II dargestellt ist.

| | |
|---|---|
| *Arbacia* | *Ia, IIb, IIIb, IVa, Vb* |
| | *Ia, IIa, IIIb, IVa, Vb* |
| | *Ia, IIa, IIIb, IVa, Vb* |
| *Strongylocentrotus* | *Ia, IIb, IIIb, IVa, Vb* |
| | *Ia, IIb, IIIb, IVa, Vb* |
| *Echinus* | *Ib, IIa—b, IIIa, IVb, Va* |
| *Toxopneustes* | *Ib, IIb, IIIa. IVb, Va.* |

Der in Fig. 16 dargestellte *Arbacia*-Igel zeigt die Anordnung der ersten fünf Mundfüßchen entsprechend den an zweiter und dritter Stelle dieser Tabelle genannten Exemplaren.

Diese Seeigel hatten alle bereits zehn Buccalplatten mit Ausnahme eines *Arbacia-Igels*, der nur fünf Buccalplatten besaß, die mit der Formel von den ersten fünf Mundfüßchen übereinstimmten.

Bei Betrachtung der oben angeführten Formeln ergibt sich, daß alle *Arbacia* und *Strongylocentrotus* bezüglich der Radien I, III, IV, V völlig übereinstimmen. Anderseits stimmen *Echinus* und *Toxopneustes* für dieselben vier Radien überein. Vergleichen wir nun in der Tabelle die Formeln für *Arbacia-Strongylocentrotus* einerseits und *Echinus-Toxopneustes* anderseits, so finden wir, daß in den Radien I, III, IV, V die Mundfüßchen der *Arbacia-Strongylocentrotus*-Gruppe, die Plätze einnehmen, welche von den Mundfüßchen der andern Gruppe freigelassen werden. Zeichnen wir also, wie es in Textfig. 3 geschehen ist, die Mundfüßchen der beiden Gruppen mit verschiedenen Zeichen in ein Schema ein, so finden sich in jedem der vier genannten Radien je ein Mundfüßchen von der einen Gruppe neben einem der andern.

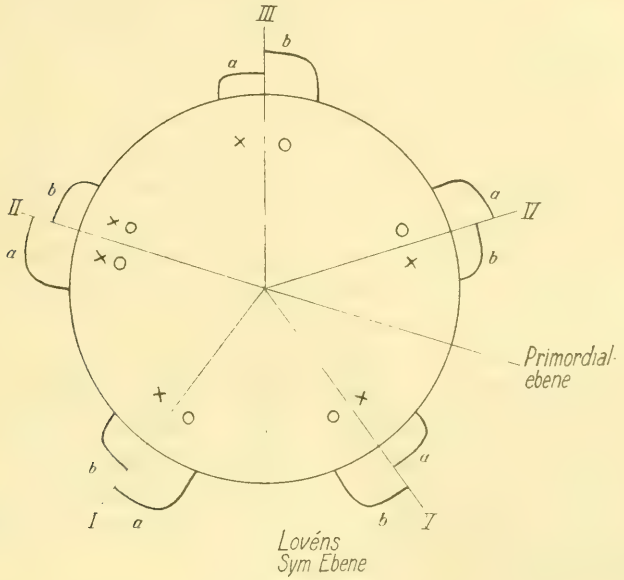
Textfig. 3 zeigt die betreffenden Verhältnisse in der Weise, daß die Mundfüßchen der Gruppe *Arbacia-Strongylocentrotus* durch kleine Kreise, die der Gruppe *Echinus-Toxopneustes* durch Kreuze angedeutet sind. Es ergibt sich, daß bei allen untersuchten Exemplaren die Anlage der Mundfüßchen wenigstens für die Radien I, III, IV, V der einen oder andern der Lovénschen Formeln entspricht. Nur für den Radius 2 läßt sich anscheinend keine feste Regel finden. Zweimal liegt das betreffende Mundfüßchen in der Platte IIa, viermal in IIb, und bei dem *Echinus*-Igel waren im Radius II bereits beide Mundfüßchen vorhanden.

Untersuchen wir nun, wie die ersten fünf Mundfüßchen zu der durch die symmetrische Anlage des apicalen Plattensystems ausgeprägten Primordialachse angeordnet sind. Diese Achse geht durch Radius II und Interradius 4 und ist in den Textfiguren wie auf den Tafeln durch eine ausgezogene Linie hervorgehoben, während Lovéns Symmetrieebene punktiert ist.

Ein Blick auf Textfig. 3 zeigt uns, daß die vier Radien, in denen die ersten Mundfüßchen stets in derselben Lage auftreten (I, III, IV, V), die zu der Primordialebene paarigen sind, und daß für beide Gruppen von Seeigeln die Mundfüßchen dieser vier Radien zur

Primordialebene völlig symmetrisch liegen. Nun erscheint uns auch die inkonstante Lage des zu Radius II gehörigen Mundfüßchens in neuem Lichte.

Radius II ist ja der unpaare Radius im Verhältnis zur Primordialebene, und da die Mundfüßchen etwas rechts, bzw. links von ihm liegen müssen, kann das erste Mundfüßchen des Radius II schlechterdings keine symmetrische Lage einnehmen. Dies Mundfüßchen ist aber das einzige, das bald in der Platte *a* bald in *b* liegt, und es erweckt diese




Textfig. 3.

Inkonstanz seiner Lage erst recht den Eindruck, als wenn auch hier das Bestreben vorhanden wäre, die völlige Symmetrie herzustellen. Der oben erwähnte Fall von *Echinus*, nach dem Radius II der erste ist, in dem beide Mundfüßchen angelegt sind, kann diesen Eindruck nur bestärken, wenn es auch vielleicht nicht gerechtfertigt wäre, ihm eine besondere Bedeutung beizulegen. Es sei an dieser Stelle auf die eigentümliche Inkonstanz in der Ausbildung des Jugendstachels des unpaaren Basale 4 hingewiesen, von der oben die Rede war.

Die zwei Fälle, in denen erst fünf Buccalplatten angelegt bzw. die Größe der zehn vorhandenen Platten verschieden war, folgen demselben Gesetz (vgl. Textfig. 2, S. 143 u. 144). Ist das beobachtete Verhalten der Buccalplatten und Mundfüßchen konstant, so haben

wir damit ein Mittel, auch auf der Ventralseite ganz junger Seeigel die Lage der Primordialebene zu fixieren.

Der bilateral-symmetrischen Anlage der Mundfüßchen ist aus zwei Gründen eine besondere Bedeutung beizulegen. Erstens handelt es sich hier um Teile des Hydrocöls, eines inneren Organs, während wir bisher nur mit Skeletteilen zu tun hatten, deren Anlage eher durch sekundäre äußere Einflüsse bestimmt sein könnte. Zweitens ist es aber von großem Wert festzustellen, daß sowohl für Aboral- wie Oralseite des jungen Seeigels dieselben Symmetrieverhältnisse gelten.

Lovén hat selbst darauf hingewiesen, daß die durch seine Formeln bezeichneten Skeletteile nur hinsichtlich des Biviums zur Symmetrieebene symmetrisch liegen, nicht aber für das Trivium. Er war daher auch weit davon entfernt, seiner Symmetrieebene einen größeren morphologischen Wert beizumessen. sondern betrachtete seine Befunde nur als ein wichtiges Mittel zur Identifizierung der Skeletteile von Regulären und Irregulären. Durch die Feststellung, daß seine Formeln sich zur Primordialebene in Beziehung bringen lassen und tatsächlich die wahre Symmetrieebene des Tieres offenbaren, gewinnen sie eine erhöhte Bedeutung.

Das Resultat der letzten Erörterung ist also, daß auch die anscheinend von Beginn an radiäre Anlage der Ventralseite des Seeigels eine unverkennbare Bilateralsymmetrie aufweist. Dies Resultat ist um so wertvoller, als Dorsal- und Ventralseite des Tieres unabhängig voneinander entstehen. Nur eine tiefbegründete bilateral-symmetrische Organisation des Körpers der Echiniden kann diese Übereinstimmung zu Wege bringen.

## IX. Über die asymmetrische Lage der Madreporen-Platte.

Im fertigen Seeigel ist es eigentlich nur ein Organ, das die Symmetrie, nenne man sie radiär oder bilateral-symmetrisch, stört. Nämlich der Steinkanal mit seinen Annexen, Madreporenplatte, Dorsalorgan usw. Die Frage nach der Entstehung dieser Eigentümlichkeit führt uns wieder auf das berühmte Problem zurück, wie entwicklungsgeschichtlich der Übergang der larvalen Symmetrie in die des Seeigels[1] zu erklären ist, das durch die Erkenntnis, daß beide Symmetrieebenen um eine gemeinsame Achse, nämlich die »Längsachse« des Pluteus, um 90° gegeneinander gedreht sind, schon um einen Schritt der Erklärung näher gerückt ist.

[1] Für die diesbezügliche Literatur siehe 9, 20, 26, 35, 36 u. a.

Ich will mich darauf beschränken, mit einigen Sätzen auf die Anlage des Hydrocöls einzugehen, da sie insofern von allgemeiner Bedeutung ist, als der Formation des Hydrocöls die meisten Organe folgen.

Das Hydrocöl der Seeigel entsteht bekanntlich aus dem linken vorderen Cölom. Nun sind eine ganze Reihe von Fällen beschrieben, bei denen sich in den Larven zwei Seeigelscheiben angelegt hatten, zuletzt zwei sehr interessante Fälle von *Echinus miliaris* und *esculentus* durch McBride (25). Leider ist nur auf einer der Figuren (Taf. XXIV, Fig. 1) ein Rückenporus abgebildet und zwar der des linken Hydrocöls. McBride erwähnt nicht, ob noch ein zweiter Rückenporus vorhanden war[1]. Grave (17) berichtet, daß bei *Melitta testudinata* stets zwei Steinkanäle vorhanden seien, die gemeinsam durch einen dorsal in der Mittellinie gelegenen Porenkanal nach außen münden. Aber wir dürfen diese Angabe nicht mit den von Joh. Müller (29), Metschnikoff (27), McBride (25) u. a. gemachten in Parallele stellen, da es sich bei dem Fall von Grave um eine normale Erscheinung, bei denen der andern Autoren um Abnormitäten handelt. Über die Mündung der Porenkanäle für zwei solche Fälle mit doppelter Anlage der Seeigelscheibe kann ich nähere Auskunft geben.

Unter meinem Material befand sich ein junger sonst völlig normal gebildeter Pluteus von *Strongylocentrotus lividus*, der zwei Seeigelanlagen besaß, ein Objekt ganz dem von McBride abgebildeten *Echinus miliaris* gleichend, nur ein wenig älter. Ein zweiter, etwas älterer Pluteus von *Strongylocentrotus lividus* zeigte dieselben Verhältnisse, nur ist hier die überzählige Anlage beträchtlich schwächer entwickelt. Auf Schnitten stellte sich heraus, daß beide Hydrocöle je einen Steinkanal besitzen, und dazu gehören zwei Porenkanäle, die getrennt dicht rechts und links neben der Medianebene dorsal münden. Der linke Rückenporus liegt also völlig normal und es ist nur der rechte als getreues Spiegelbild dazu gekommen. Verschiedene Autoren, und besonders McBride mit Entschiedenheit, haben dem Auftreten der besprochenen Abnormität phylogenetische Bedeutung zugesprochen. Und in der Tat kann man sich dieser Auffassung nur schwer verschließen, wenn man sich folgende Punkte ins Gedächtnis zurückruft:

1) Die Anlage des Hydrocöls ist paarig. Das linke Bläschen liefert das Hydrocöl, das rechte verkümmert (McBride [24]).

2) Es tritt hin und wieder abnorme Entwicklung des rechten

[1] 25, S. 238, "Near the middle line above the stomach can be seen a small circular pore. This is the primary madreporic pore."

Bläschens auf, das dann stets ein dem linken entsprechendes Hydrocöl liefert.

Wenn überhaupt einer vollkommeneren Ausbildung rudimentärer Organe phylogenetischer Wert beigelegt werden darf, so scheint hier Grund dafür zu sein.

Es wäre also daraus zu schließen, daß die Seeigel früher zwei entwicklungsfähige Hydrocölanlagen besessen haben. Nun ist es natürlich ausgeschlossen, daß die Vorfahren der Echiniden auch zwei Hydrocölsysteme hatten, die wie das eine heute existierende beschaffen waren. Der von Mc Bride (25, Taf. XXIV, Fig. 2—4) abgebildete *Echinus esculentus* zeigt recht deutlich, wie unmöglich ein solches Tier mit zwei Oralseiten ist. Aber das brauchen wir auch garnicht anzunehmen. Denn die paarige Anlage des Hydrocöls schließt noch nicht die Notwendigkeit in sich, daß daraus bei den Vorfahren der recenten Seeigel zwei Hydrocöle entstehen mußten. Den Schlüssel scheinen mir nicht die Seeigel, sondern diejenigen Echinodermen zu liefern, bei denen der larvale Oesophagus von dem Hydrocöl umwachsen wird, so daß dieses zeitweise hufeisenförmig ist und sich erst später zu einem Ring schließt. Haben wir eine paarige Hydrocölanlage und hat jeder Teil die Tendenz, den Oesophagus zu umwachsen, so werden sich die beiden Hufeisen ventral und dorsal in der Medianebene der Larve treffen und mit ihren freien Enden verwachsen. Das Resultat wäre also wie heute ein Wassergefäßring aber mit zwei Steinkanälen.

Aus unbekannten Gründen, vielleicht infolge des Sessilwerdens, ist dann das eine Hydrocöl verkümmert, und das übrig bleibende liefert allein das Gleiche, was früher beide gemeinsam gebildet haben. Dabei konnte die Entwickelung nur zwei Wege einschlagen. Entweder mußte das linke Hydrocöl entsprechend der Rückbildung des rechten den Oesophagus mehr und mehr und schließlich ganz allein umwachsen (Ophiuriden usw.) oder ein neuer Mund mußte sich durch das auf der linken Seite liegen bleibende linke Hydrocöl den Weg bahnen (Seeigel).

Mit der Rückbildung des rechten Hydrocöls ging natürlich auch eine Rückbildung des rechten Stein- und Porenkanals Hand in Hand. Vielleicht zeigt uns *Mellita testudinata* einen Überrest dieses Übergangsstadiums in ihrem noch erhaltenen rechten Steinkanal, der schon kein Hydrocöl mehr liefert und auch nicht mehr frei nach außen, sondern in den linken Steinkanal mündet.

Wir hätten demnach die mitgeteilten abnormen Fälle der Echinoplutei so zu deuten, daß zwar das Auftreten zweier gleichwertiger

Hydrocöle eine Reminiszenz an einen früheren phylogenetischen Zustand wäre, daß aber das Auftreten der beiden Seeigelscheiben durch den heutigen Entwicklungszustand der Seeigel bedingt wäre und kein Bild der früheren Verhältnisse gäbe.

Wir sind auf diese Frage gekommen durch die Beobachtung, daß im wesentlichen Steinkanal und Madreporenplatte es sind, die die in der Jugend deutlich ausgeprägte Bilateralsymmetrie der Seeigel stören. Wir haben jedoch gesehen, daß das ursprüngliche Vorhandensein von zwei symmetrisch zur Medianebene des Pluteus mündenden Porenkanälen wahrscheinlich ist, wie es der von mir oben mitgeteilte Fall von *Strongylocentrotus lividus* zeigt. Daß also die Madreporenöffnung bei den Seeigeln asymmetrisch zur Primordialebene liegt, kann nicht überraschen, nachdem wir ihre Lage auf der Rückenseite der Larve kennen gelernt und gesehen haben, daß ihr entsprechend der ursprünglich doppelten Anlage des Hydrocöls wahrscheinlich einst auf der andern Seite dieser Ebene eine zweite symmetrisch gegenübergestanden hat.

Wir wollen an dieser Stelle mit einigen Worten auf gewisse, die Madreporenplatte betreffende Abnormitäten eingehen. Charakteristisch für die im Absatz VII mitgeteilten Abnormitäten des Skelettes war ihre Regellosigkeit. Nun berichtet aber Haacke (18) über acht Exemplare von *Amblypneustes* Folgendes: »Ich besitze acht *Amblypneustes* mit zwei Madreporenplatten, durch welche ihre Radiärnatur verstärkt wird. Ich muß hier aber gleichfalls berichten, daß das überzählige Stück stets in demselben Interradius liegt, stets zwischen den Ambulacren III und IV.«

Diese Beschreibung ist ungenau. Was haben wir unter dem »überzähligen Stück« zu verstehen? Soll dieser Ausdruck nur andeuten, daß das zwischen Ambulacren III und IV liegende Basale 3 zu einer Madreporenplatte umgewandelt ist, oder ist ein sechstes Basale vorhanden? Und wenn das der Fall ist, wo liegt es? Rechts oder links vom Basale 3, näher am Ambulacren III oder IV, oder außerhalb oder innerhalb vom Basale 3?

Es ist mir nicht verständlich, was Haackes Bemerkung, daß durch die zweite Madreporenplatte die Radiärnatur der Seeigel verstärkt werde, bedeuten soll. Wie können überhaupt zwei konstant symmetrisch zu einer Achse liegende Punkte eine Radiärsymmetrie verstärken? Denn Haatke kannte ja nur die Lovénsche Symmetrieebene. (Und zu dieser liegen die Basale 2 und 3 symmetrisch, vgl. Textfig. 1,

die Platten der Aboralseite.) Er mußte also bemerken, daß die beiden Madreporenplatten die Bilateralsymmetrie, die durch Lovéns Symmetrieebene angedeutet wird, noch deutlicher erscheinen ließ. Was bedeutet ferner das »gleichfalls«, des zitierten Satzes, nachdem Haacke vorher immer wieder betont hat, daß alle andern Abnormitäten des Skeletsystems nicht an ein bestimmtes Segment gebunden sind? An andrer Stelle sagt er: (S. 290) »Es fällt aber nicht immer ein und dasselbe Paramer aus, ein Ergebnis, wie es bei Radiärtieren zu erwarten stand.«

Die Bedeutung dieser Fälle besteht darin, daß es sich um eine Abnormität handelt, die bei allen bekannt gewordenen Exemplaren an derselben Stelle auftritt. Da es sich noch dazu um Derivate des Hydrocöls handelt, wird man an die oben besprochenen Doppelbildungen des larvalen Hydrocöls erinnert. Trotzdem ist es nicht wahrscheinlich, daß wir es mit Exemplaren zu tun haben, die aus solchen anormalen Larven hervorgegangen sind. Denn wir sahen bereits, daß es sich bei den Doppelbildungen des Hydrocöls wahrscheinlich zwar um Atavismen handelt, jedoch nur hinsichtlich der Zweizahl der Anlage, nicht auch ihrer Lagerung nach. Daher konnten wir die abnormen Plutei als nicht lebens- und entwicklungsfähig bezeichnen. Es ist also sehr unwahrscheinlich, daß diese acht *Amblypneustes* wirklich aus Larven mit doppelter Hydrocölanlage hervorgegangen sind. Die beiden Madreporenplatten dürften wahrscheinlich einem Hydrocöl angehören, und es wird sich wohl um einen Steinkanal mit einer stark vergrößerten Anzahl von Porenöffnungen handeln, so daß diese nicht mehr alle auf dem Basale 2 Platz fanden, sondern auf die nächste Platte übergriffen. Dies würde auch die konstante Lage der zweiten Madreporenplatte wenigstens zum Teil verständlich machen. Es sei noch darauf hingewiesen, daß bekanntlich auch bei vielen andern Seeigeln konstant noch andre Platten als das Basale 2 von Madreporen durchbohrt sind. Vielleicht liegt bei *Amblypneustes* die Tendenz zu einer dahingehenden Entwicklung vor. Leider ist es mir nicht möglich gewesen, das Haackesche Material zur Ansicht zu erhalten. An den wenigen Exemplaren des Berliner Museums, welche ich dank der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Brauer studieren konnte, fand sich, wie allerdings zu erwarten stand, kein *Amblypneustes* mit der beschriebenen Abnormität. Eine weitere Untersuchung möglichst am frischen Material würde vielleicht interessante Resultate zutage fördern.

## X. Der Übergang der Symmetrie-Ebene des Pluteus in den Imago.

Es bleibt noch übrig, kurz auf die Bedeutung der gefundenen bilateralen Entwicklung einzugehen.

Die weitaus meisten Forscher, die sich mit der Entwicklungsgeschichte der Echinodermen beschäftigt haben, sind zu der Anschauung gekommen, daß diese Tiere in einer früheren Epoche zwei Hydrocöle besessen haben, von denen das eine infolge der Festheftung des Tieres oder aus andern Gründen rudimentär geworden ist.

Da das übrig bleibende Hydrocöl das linke war, läßt sich verstehen, daß es bei den Seeigeln auf der linken Seite, wo es angelegt wird, verblieb und dort seine weitere Entwicklung durchmachte. Es mußte also die linke Larvenseite zur Oralseite des Seeigels werden.

Da der Larvenkörper unter Resorption der Fortsätze direkt in den Körper des Imago übergeht, mußte die der linken Larvenseite gegenüberliegende rechte Larvenfläche die Aboralseite des Seeigels liefern.

Wir haben gefunden, daß sowohl Mundfüßchen wie orales und aborales Skeletsystem eine symmetrische Anlage zu einer gemeinsamen Symmetrieebene — der Primordialebene — aufweisen. Es bereitet nun kaum Schwierigkeiten sich vorzustellen, wie mit dem Rückzug des ursprünglich paarig angelegten und auf der Ventralseite der Larve gelegenen Hydrocöls nach der linken Larvenseite die Symmetrieebene des Imagos, welche ursprünglich mit der larvalen Symmetrie übereinstimmte, sich um 90° um die Längsachse der Larve drehen mußte. Die für die Existenzverhältnisse des Seeigels gänzlich bedeutungslose und deshalb nur historisch erklärbare Primordialebene wäre also, trotz des Winkels, den sie mit der larvalen Symmetrieebene bildet als ein Erbteil aus dem Larvenleben zu deuten, aus jener Periode stammend, wo larvale und imaginale Symmetrie noch zusammenfielen.

## XI. Zusammenfassung der Resultate und Schlußbetrachtung.

1) Das Skeletsystem des regulären Seeigels zeigt bei jungen Exemplaren eine deutliche bilaterale Symmetrie. Dies gilt besonders für das apicale Plattensystem, die Buccal- und Ambulacralplatten.

2) Auch für die Entwicklung andrer Organe läßt sich dieselbe Symmetrie nachweisen. Es konnte dies für die Anlage der ersten fünf Mundfüßchen gezeigt werden.

3) Die Symmetrieebene des Pluteus geht in die des Seeigels (Primordialebene) in der Weise über, daß die Symmetrieebene des Pluteus um dessen Längsachse um 90° gedreht wird. Diese Drehung ist ent-

wicklungsgeschichtlich als das Resultat einer Verkümmerung des rechten Hydrocöls verständlich.

4) Die Primordialebene der Seeigel geht durch Radius II und Interradius 4. Die äußerlich erkennbare Ebene der Irregulären (Lovéns Symmetrieebene) durch Radius III und Interradius 5.

5) Die von Lovén festgestellten Übereinstimmungen im feineren Schalenbau der Regulären und Irregulären zeigen eine zu der Primordialebene vollkommen symmetrische Anordnung. (Hinsichtlich der äußerlich erkennbaren Symmetrieebene der Irregulären [Lovénsche Symmetrieebene] sind nur die Platten des Biviums symmetrisch angeordnet.) Es geht aus alledem hervor, daß die bilaterale Symmetrie, welche die irregulären Seeigel zeigen, eine sekundäre ist, da sich ihre Symmetrieebene mit der Primordialebene im Winkel von 72° schneidet. Offen bleibt die interessante Frage, was die Ausbildung dieser sekundären Bilateralität gerade in der uns vorliegenden Richtung bei den Irregulären veranlaßt hat. Stimmt sie doch für Spatangiden und Clypeastriden überein. Man kann dies auf dreierlei Weise erklären. Erstens könnten Spatangiden und Clypeastriden Abkömmlinge einer gemeinsamen Stammform sein, die bereits die sekundäre Bilateralsymmetrie angenommen hatte, wie sie jetzt vorliegt. Zweitens könnte die Übereinstimmung eine zufällige sein. Dieser Gedanke erscheint nicht unmöglich, wenn man bedenkt, daß es entsprechend den fünf Radien nur fünf Möglichkeiten gab.

Aber es erheben sich dagegen doch gewisse Bedenken. Wir haben gesehen, daß noch heute an den Seeigeln die primären Symmetrieverhältnisse keineswegs verschwunden sind. Die Ausbildung der sekundären Symmetrie bald in der Richtung des einen, bald des andern Radius wäre aber nur für völlig radiäre Tiere zu erwarten, d. h. für Tiere, deren Organsysteme im gleichen Verhältnis zu der sich ausbildenden Symmetrieebene stehen, durch welchen Radius sie auch gehen möge. Dies ist bei den Seeigeln nicht der Fall, denn wir sahen, daß erstens die Mundflächen noch deutlich die primäre Bilateralsymmetrie erkennen lassen, zweitens haben wir überhaupt asymmetrische Organe wie den Steinkanal. Es liegt der Gedanke nahe, daß es bei einem solchen nur pseudoradiären Tier eine Ebene geben muß, die bei der Umformung bevorzugt werden wird. Und hier findet sich vielleicht die Lösung der Frage. Denn da die Organisation der Seeigel ursprünglich eine bei allen übereinstimmende war, so mußte, wenn zwei verschiedene Ordnungen eine sekundäre Bilateralsymmetrie erstrebten, die günstigste Symmetrieebene für beide die gleiche sein.

Würzburg, im Juli 1912.

## Nachtrag.

Während diese Arbeit im Druck ist, erhalte ich den von Herrn Professor Heider auf der 22. Jahresversammlung der Deutschen Zool. Ges. in Halle gehaltenen Vortrag »Über Organverlagerung bei der Echinodermen-Metamorphose«.

Es ist von Interesse, daß Heider auf seinem mehr theoretischen Wege in einigen Punkten zu denselben Resultaten gelangt wie ich auf Grund meiner Untersuchungen.

So nimmt er ebenfalls an, das ursprünglich »beide Hydrocöle . . . zu einem gemeinsamen, den Oesophagus umziehenden Ring verschmolzen« (s. o. S. 148). Allerdings stellt er sich vor, daß diese Umwachsung auf der linken Larvenseite vor sich ging.

Ferner nimmt Heider in der Phylogenie ein Stadium an, in dem seine »Medianebene des Echinoderms« senkrecht auf der Medianebene des Larvenkörpers steht. »Jene Linie, in welcher die Medianebene der Larve und die des Echinoderms sich schneiden, fällt mit der Körperlängsachse zusammen.« Heider hält diesen Zustand für vorübergehend, während ich zeigen konnte, daß er heute noch für die von mir untersuchten Echiniden besteht.

Würzburg, den 29. Oktober 1912.

## Literaturverzeichnis.


1. Agassiz, On the Embryology of Echinoderms. Mem. of the Amer. Acad. Vol. IX. 1864.
2. — Rev. of the Echini. Mus. of Comp. Zool. At Haward Coll. Vol. VII. 1872.
3. — Echinodermata. Vol. X. Nr. 2. 1883.
4. — Panamic Deep-Sea Echini.
5. Bateson, Materials for the Study of Variation treated with especial regard to Discontinuity in the Origin of Species. London 1894.
6. Bell, Notes on the number of Anal-Plates in Echinocidaris. Proc. Zool. Soc. London 1879.
7. — Note on an abnormal (quadriradiate) Specimen of Amblypneustes formosus. Journ. Linn. Soc. London 15. Nr. 82. 1880.
8. Bury, Studies in the Embryology of the Echinoderms. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XXIX. 1889.
9. Bütschli, Versuch der Ableitung des Echinoderms aus einer bilateralen Urform. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIII. Suppl. 1892.

10. Chadwick, Note an a Tetramerous specimen of Echinus esculentus. Trans-Liv. Biol. Soc. 1898.
11. Cotteau, Echinides nouveaux ou peu connus 1862.
12. Dönitz, Über eine Missbildung des Echinus sphaera. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1866.
13. Fewkes, On the Development of the Pluteus of Arbacia. Peab. Acad. of Sc. 6. Mem. 1881.
14. — Primary Spines of Echinoderms. Proc. Bost. Soc. Nat. Hist. Vol. XXIV. 1889.
15. Garman and Colton, Some Notes on the Devel. of Arbacia punctulata. Stud. fr. the Biol. Lab. of the John Hopk. Univ. Vol. II. 1883.
16. Gauthier, Sur quelques Echinides monstreux appartenant au genre Hemiaster. C. R. Assoc. Franc. pour l'avanc. des Sc. 13ième Sess. 1884. (Paris 1885).
17. Grave, Some points in the structure and development of Mellita testudinata. John Hopk. Univ. Circ. Nr. 157. 1902.
18. Haacke, Die Radiärnatur der Seeigel. Biol. Centralbl. Bd. VII. 1887.
19. Hawkins, An abnormal Indiv. of the Echinoid Amblypneustes. Proc. Z. Soc. London. Vol. II. 1909.
20. Hérouard, Théorie de la Pentasomaea. Bull. Soc. Z. France. T. XXIX.
21. Lovén, Études sur les Echinoidées. Kgl. Sv. Vet. Akad. Handl. Bd. XI. Nr. 7. 1872.
22. — Echinologica. Bih. Sv. Vet. Akad. Handl. Bd. XVIII. Afd. 4. Nr. 1. 1892.
23. Ludwig, Bronns Klassen und Ordnungen. Echinodermen. Leipzig 1904.
24. Mc Bride, The Development of Echinus esculentus, together with some points in the Development of E. miliaris and E. acutus. Philos. Transact. of the Royal Soc. of London S. B. Vol. 195. 1902.
25. — Two Abnormal Plutei of Echinus, and the light, which they throw on the Factors in the normal development of Echinus. Quart. Journ. of Microscop. Sc. Vol. 57. Part. 2. 1911.
26. Meyer, Theoret. Betracht. üb. d. ersten Anfänge d. ambulacr. Wassergefäßsystems der Echinodermen und die Abstammung ihrer bilateralen Vorfahren. Zool. Jahrb. Morphol. Bd. XXI.
27. Metschnikoff, Studien über die Entw. der Echinodermen u. Nemertinen. Mém. de l'Acad. Imp. d. Sc. de St. Pétersbourg. VII. Serie. T. XIV. Nr. 8. 1869.
28. Mortensen, Die Echinodermen der Deutsch. Südpol-Exp. Bd. XI. 1909.
29. Johannes Müller, 9 Abhandlungen über Echinodermen in den Verhandl. d. Berliner Königl. Akad. d. Wiss. 1847—1855.
30. Osborn, A case of Variation in the Number of Ambulacral-Systems of Arbacia punctulata. Am. Nat. Vol. XXXII. 1898.
31. Philippi, Arch. f. Naturgesch. 1837.
32. — Beschreibung zweier missgebildeter Seeigel nebst Bemerkungen über die Echiniden überhaupt. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 3. Bd. I. 1837.
33. Ritschie und McIntosh, On a case of imperfect Develop. in Echinus esculentus. Proc. Soc. London. Bd. II. 1908.

34. Séguin, Note sur un cas de monstrosité chez Pyrnia ovulum. Feuille. Jeunes. Nat. (4) 32 An.
35. Semon, Die Entw. der Synapta digitata und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Echinodermen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXII. 1888.
36. Simroth, Über den Ursprung der Echinodermen. Verh. D. Z. Ges. 14. Vers.
37. Stewart, On a malformation in Echinus Flemmingii. Bal. Ann. nat. hist. Ser. 3. Vol. V. 1860.
38. — Note on an abnormal Amblypneustes griseus. Journ. Linn. Soc. London 1880.
39. Théel, On the Development of Echinocyamus pusillus. Upsala 1892.
40. — Notes on the formation and absorption of the sceleton in the Echinod. Oeversigt af kgl. Sv. Vid. Akad. Forh. Stockholm 1894.
41. Thiéry, Note sur une anomalie des ambulacres chez Echinus melo. Bull. Soc. Sc. N. Haute Marne Langres 5. Année Nr. 19.
42. Tower, An abnormal Clypeastroid. Echinoid. Zool. Anz. Bd. XXIV. 1901.

## Erklärung der Abbildungen.

### Allgemeine Bezeichnungen.

*M*, Mund;
*ö*, Oesophagus;
*Mg*, Magen;
*Ed*, Enddarm;
*A*, After;
*Pm.E*, Primordialebene;
*Lov.E*, Lovénsche Ebene;
*v*, ventral;
*d*, dorsal.

### Larven-Skelet und Fortsätze.

*Pr.O.F*, Präoralfortsatz;
*Po.O.F*, Postoralfortsatz;
*H.Ds.F*, hinterer Dorsalfortsatz;
*V.Lt.F*, vorderer Lateralfortsatz;
*H.St.F*, hinterer Lateralfortsatz;
*H.Q*, hinterer Querstab;
*Ds.B*, Dorsalbogen.

### Larven-Organe.

*Wp*, Wimperepauletten;
*Ped*, Pedicellarie;
*Schp*, Scheitelplatte;
*Lav.Md*, larvales Mundfeld;
*Emb*, Embryo = Seeigelanlage;
*Aur*, Aurikel;
*Cöl*, Cölom.

### Seeigel-Skelet.

*St*, Stachel;
*Jg.St*, Jugendstachel;
*St.C*, Coronalstachel;
*Oc.St*, Stacheln der Ocellarplatten;
*Oc*, Ocellarplatten;
*Bas*, Basalplatten;
*Bc*, Buccalplatten;
*C*, Centralplatten.

Seeigel-Organe.

*Pr.T*, Primärtentakel;
*Amb.F*, Ambulacralfüßchen;
*Mf*, Mundfüßchen;
*Mdp*, Madreporenöffnung;
*Z.A*, Zahnanlage;
*K.A*, Kieferanlage;
*Musk*, Muskel.

Sämtliche Figuren wurden unter Anwendung des Zeichenapparates angefertigt.

Bei den Größenangaben ist stets die längste Entfernung zugrunde gelegt. Z. B. von einer Stachelspitze zur Spitze des gegenüber liegenden Stachels.

## Tafel VI.

Fig. 1. Pluteus (*Strongylocentrotus lividus*). Ventralseite. Wirkliche Größe 0,84 mm.

Fig. 2. Desgl. Rechte Seite.

Fig. 3. Seeigel (*Strongylocentrotus lividus*) während der Metamorphose. Aboralseite. Wirkliche Größe 0,4 mm.

Fig. 4. Seeigel (*Echinus microtuberculatus*). Aboralseite. Wirkliche Größe 0,6 mm.

Fig. 4*a*. Stück der Aboralseite eines Seeigels (*Strongylocentrotus*) mit Madreporenöffnung. Vergr. 160.

Fig. 5. *Strongylocentrotus lividus*. Aboralseite. Wirkliche Größe 0,63 mm.

Fig. 6. Dasselbe Objekt. Oralseite.

Fig. 7. Dasselbe Objekt. Seitenansicht.

Fig. 8. Apicales Plattensystem von *Strongylocentrotus lividus*. Vergr. 85.

## Tafel VII.

Fig. 9. Pluteus von *Arbacia pustulosa*. Ventralseite. Wirkliche Größe 0,61 mm.

Fig. 10. Desgl. Oberflächenansicht. Dorsalseite.

Fig. 11. Desgl. Ventralseite.

Fig. 12. Desgl. Ansicht des Hinterendes.

Fig. 13. Seeigel (*Arbacia pustulosa*). Aboralseite. Wirkliche Größe 0,76 mm.

Fig. 14. Dasselbe Objekt. Oralseite.

Fig. 15. *Arbacia pustulosa*. Aboralseite. Wirkliche Größe 1,06 cm.

Fig. 16. Dasselbe Objekt. Oralseite.

# Das Geschlechtsleben des Dytiscus marginalis L.

## 2. Teil. Die Eiablage.

Von

**Hans Blunck.**

Assistent am zoologischen Institut der Universität Marburg.

Mit 2 Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

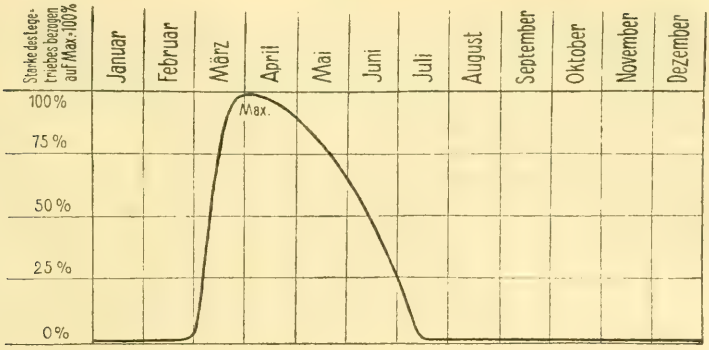
Die Zeit der Eiablage . . . . . 157
Die Zahl der Eier . . . . . 163
Der Ort der Eiablage . . . . . 168
Der Vorgang der Eiablage . . . . . 171
Literaturverzeichnis . . . . . 177

### Die Zeit der Eiablage.

Die Eiablage des Gelbrands fällt mit der Legetätigkeit der meisten Coleopteren zusammen und in das Frühjahr. Sie setzt ein, wenn nach der Schneeschmelze die Wasserpflanzen zu treiben beginnen, und endet mit Eintritt des Sommers. Die Monate März, April und Mai gelten als die günstigste Zeit zum Sammeln von *Dytiscus*-Eiern (vgl. die Arbeiten von Lyonet 1832, S. 111, Schiödte 1841, S. 404, Régimbart 1874, S. 203, Taschenberg 1877, S. 52, Ludwig 1886, S. 77, Lampert 1899, S. 99, Deegener 1900, S. 115, Schloemp 1901, S. 16, Bade 1902, S. 4, Reuss 1906, S. 264 und Günther 1909). Die ersten Eier erhielt ich 1910 am 11,, 1911 am 9. März und 1912 bereits am 29. Februar. Zwischen frisch gefangenen und bereits längere Zeit in Aquarien gehaltenen Individuen zeigte sich hinsichtlich des Beginns der Legetätigkeit kein Unterschied. Am 8. März 1912 wurden bei Marburg bereits mit Eiern besetzte Pflanzen gesammelt, am 25. März 1910 waren die Torfgräben meines damaligen Beobachtungsgebiets (Ostholstein) überreich an belegten Pflanzenstauden. Die Embryonen

waren zum Teil schon weit entwickelt. Somit bezeichneten in den genannten Jahren die ersten Märztage den Beginn der Legetätigkeit, verallgemeinern möchte ich indessen diese Beobachtung nicht. Insbesondere halte ich es für ausgeschlossen, daß die Eiablage bei *Dytiscus* stets am gleichen Kalendertage des Jahres einsetzt, wie es nach Heider bei *Hydrophilus* der Fall zu sein scheint (1889, S. 2). Durch die eigentümliche Art der Brutpflege ist *Dytiscus* an das Vorhandensein lebhaft assimilierenden Pflanzengewebes gebunden, und dessen Auftreten ist in hohem Maße von der Witterung abhängig. Ein milder Winter und warmer März dürfte mit dem Pflanzenwuchs auch die Legetätigkeit zeitiger anregen als ein kalter und schneereicher Vorfrühling. Einmal aufgenommen, steigt der Legetrieb sehr bald auf das Intensitätsmaximum. Bereits Ende März erreichen die gleichzeitig in den Gewässern heranreifenden Embryonen ihren numerischen Höhepunkt. Im April schlüpfen die ersten Larven, während die Käfer etwas in der Legearbeit erlahmen. Dieser Umstand sowie die dank der höheren Tagestemperatur gesteigerte Entwicklungsgeschwindigkeit und der überhandnehmende Pflanzenwuchs erschweren Ende April das Sammeln von im Freien gelegten Eiern bereits sehr. Erst im Mai geht indessen die Zahl der zur Ablage kommenden Eier bedeutend zurück, doch bringen es auch dann noch Käfer auf 300—400 Stück pro Individuum. Ein am 3. Mai gefangenes Weibchen setzte bis zum 19. des Monats über 200 Eier ab. Der Juni bringt ein schnelles Abklingen des Legetriebes, und im Juli produziert nur noch ausnahmsweise ein Weibchen vereinzelte Eier. So traf ich am 3. VII. 1911 ein Weibchen mit neun, am 6. des Monats zwei Weibchen mit ein und zwei ausgewachsenen Eiern in den Ovarien. 1908 wurden im Freien noch am 1. Juli frisch mit Eiern besetzte Pflanzen gefunden. Die letzten Keime beginnen also erst die Embryonalentwicklung, wenn bereits die ersten jungen Käfer die Puppenwiegen verlassen. Die Beziehungen zwischen Jahreszeit und Legetätigkeit sind zur Erleichterung der Übersicht in nebenstehender Tabelle (S. 159) graphisch niedergelegt.

Ab Mitte Juli sind die Eiröhren des *Dytiscus* frei von reifen und wachsenden Eikeimen. Drei Ausnahmefälle, die mir zu Gesicht kamen, zeigten unverkennbar das Gepräge des Anormalen. Ein am 18. August zur Sektion gekommenes *semistriatus* ♀ führte im rechten und linken Ovar je ein großes aber zerfallenes Ei. Ein am gleichen Tage untersuchtes *dimidiatus* ♀ trug jederseits gar 10 ausgewachsene aber krankhaft veränderte Eier, die aus irgendeinem Grunde nicht zur Ablage gekommen waren. Der dritte Fall betrifft ein *D. circumcinctus* ♀,




das im sonst normal entwickelten Eierstock am 29. Januar 1910 ein 8 mm langes Chorion mit gebräuntem und stark maceriertem Inhalt trug. Nicht immer gehen derartige Störungen in der normalen Abwicklung der Eiabstoßung ohne weitere Schädigung für das Individuum ab. Am 11. Mai 1909 ging mir ein *circumcinctus* ♀ ein, ohne äußere Verletzungen erkennen zu lassen. Der Sektionsbefund lehrte, daß krankhafte Veränderungen in den basalen Teilen der Legescheide den Eiern den Austritt verwehrt hatten. Die aus den Ovarien durch die Eierkelche herabwandernden Keime hatten sich im Uterus gestaut, diesen stark aufgetrieben und schließlich zum Bersten gebracht. Von den elf legereifen Eiern waren mehrere in die Leibeshöhle des Käfers gelangt und in Zersetzung übergegangen. Die Infektion brachte dem Tier den Tod.

Normalerweise sind nach Mitte Juli alle Eier abgestoßen, und die Ovarien befinden sich in Ruhe. Mit diesen Angaben decken sich, wie bereits erwähnt, auch die Mitteilungen in der Literatur. Nur an einer Stelle (Houghton 1865, S. 424) finde ich eine Notiz, wonach *Dytiscus* auch "at different times in the summer and autumn" seine Eier absetzen soll. Auf Grund seiner ausgedehnten und sorgfältigen Untersuchungen über die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer (1847, S. 112) gibt Stein an, daß alle Insekten bereits beim Ausschlüpfen aus der Puppe legereife Eier tragen. Da *Dytiscus marginalis* im Spätsommer das Puppenlager verläßt, prüfte ich nach, ob Houghtons Angabe sich dadurch erklärt, daß die Geschlechtsdrüsen bei frisch geschlüpften und alten Käfern zu verschiedenen Zeiten reifen. Meine Untersuchungen ergaben, daß bei den Männchen in der Tat Maxima und Minima in der Periodizität der Gonaden bei jungen und alten Tieren nicht zusammenfallen, für die Weibchen ergab sich indessen Folgendes:

Käfer, welche soeben das Puppenlager verlassen haben, besitzen gänzlich unentwickelte Ovarien, die als dünne, farblose Stränge in dem Corpus adiposum und im Tracheengewirr fast verschwinden.

Die einzelnen Eiröhren enthalten höchstens vier in Ei- und Nährfach gegliederte Kammern (vgl. Demandt 1912, Fig. 18). Die Endkammern sind weder gegen die Eikammern noch gegen den Endfaden äußerlich scharf abgesetzt. Auch wenn die Tiere Anfang September, bis zu 2 Monaten alt, die ersten Begattungen eingehen, hat die Dotterproduktion noch nicht begonnen (vgl. Boas 1892, S. 247, über *Melolontha*: «lors de leur premier accouplement, les femelles n'ont que de très petits ovules»). Die Dotterabscheidung setzt erst ein, und zwar unbeschadet ob inzwischen bei dem betreffenden Individuum der Paarungsakt stattgefunden hat, wenn das Tier in den dritten Lebensmonat eintritt. Gleichzeitig steigt in jeder Röhre die Kammerzahl auf 11—13. Die Ovarien haben um diese Zeit je einen Durchmesser von etwa 3 mm. Im Dezember ist die Abgliederung der Eikammern beendet und das Wachstum der Keime beginnt. Die ältesten messen nunmehr 2—2,5 mm, nehmen infolge der eingelagerten Nährsubstanz eine weißgelbe Farbe an und werden dadurch am lebenden Tier auf der Grenze des zweiten und dritten Sternits durch das helle Chitin hindurch sichtbar. Im Januar erreichen die fortgeschrittensten Eier eine Länge bis zu 3,5 mm, und die Dotterablagerung in die nächst jüngere Generation setzt ein. Der Februar bringt das Maximum in der secretorischen Tätigkeit der Nährzellen. Gegen Ende des Monats erreichen die ersten Eier ihre definitive Größe und werden reif zur Ablage, die sich ansohließende Keimgeneration wächst auf 3—4 mm heran, und die Ovarien erfahren eine starke Zunahme ihres Volumens. Bei einem Durchmesser von je 8 mm erfüllen sie fast das ganze Abdomen. Im März verlassen die ältesten Eier den mütterlichen Organismus und machen der nächsten Generation Platz. Im April und Mai laufen Ablage reifer Eier und Heranwachsen neuer Keime nebeneinander her, die Ovarien sind mit Eiern in den verschiedensten Altersstufen erfüllt. Neben solchen, die eben erst in die Wachstumsperiode eintreten, finden sich bis zu 7 mm lange Stücke, die bereits den Eierkelch betreten haben. Das stark geschwollene Abdomen bedingt eine gewisse Schwerfälligkeit in den Schwimmbewegungen des Käfers. — Vom Mai ab scheint keine Abgliederung undifferenzierten Keimmaterials der Endkammer in Ei- und Nährzellen mehr stattzufinden. Die Wachstumsprozesse in den Ovarien beschränken sich auf die Heranbildung der bereits angelegten Fächer, und ihre Zahl sinkt mit der fortschreitenden

Abstoßung der reifen Eier, bis sie mit Anfang Juli gegen Schluß der Legezeit ein Minimum erreicht.

Die zurückbleibenden Kammern, bis zu sieben in jeder Röhre, haben ihr Wachstum abgebrochen, bevor es in ihnen zur Ablagerung von Dotter kam, und machen eine mehrmonatige Ruheperiode durch. Während der Zeit von Mitte Juni bis Ende September ähneln die Ovarien im Habitus sehr den Eierstöcken frisch geschlüpfter Käfer mit dem Unterschied, daß die Endkammer nunmehr kolbig angeschwollen ist und daß auf der Grenze des ältesten Faches zum Eierkelch das sogenannte Corpus luteum aufgetreten ist. Sollte es sich bei dieser rätselhaften, den jungen Käfern fehlenden Substanz um die Reste der zerfallenen Follikel- und Nährzellen handeln?

Anfang Oktober setzen die Zellteilungen in den Ovarien wieder ein. Die Zahl der Kammern steigt, die Keime wachsen heran und die ersten Eier werden im März gleichzeitig mit denen der jungen Weibchen legereif. Die Eiablage der halbjährigen und der anderthalbjährigen Individuen fällt also zeitlich zusammen. Ende Juni kehren auch bei den alten Tieren die Ovarien wieder in den Zustand der Ruhe zurück und zeigen dasselbe Bild wie bei jenen Individuen, welche erst eine Legeperiode hinter sich haben.

Ob *Dytiscus* auch im dritten Lebensjahr zur Eiablage kommen kann, muß dahingestellt bleiben. Die Lebensdauer des Gelbrands kann bis auf 4 Jahre steigen (vgl. Blunck, Lebensdauer, Tod und Seneszenz bei *Dytiscus*), doch dürften im Freien nur besonders begünstigte Individuen es auf mehr als 2 Jahre bringen. In Gefangenschaft legen die Tiere vom zweiten Frühjahr ab nicht mehr. Es begegnet bereits gewissen Schwierigkeiten, die Käfer im zweiten Lebensjahr wieder im Aquarium zur Legetätigkeit anzuregen, da die Eier nur unter sehr guten Lebensbedingungen entwickelt werden. Verschiedene Wasserkäfer scheinen bei längerer Gefangenschaft überhaupt nicht mehr zur Eiablage zu schreiten. So erzielte Sharp (1883, S. 260 bis 261) von einem 5 Jahre gehaltenen *Cybister* ♀ keine Eier und Heider (1889, S. 2) betont in seinen Ratschlägen zur *Hydrophilus*-Zucht ausdrücklich, es sei erforderlich, mit frisch erbeutetem Material zu arbeiten, da lange gefangene Weibchen keine Eier abzulegen pflegten. Bei *Dytiscus* ist es mir in den letzten beiden Jahren gelungen, im Herbst als jung gefangene Käfer im folgenden Frühjahr und wiederum im Jahre darauf, also $1^1/_2$jährig zur Eiablage zu bringen. Erforderlich zeigte sich ein räumlicher, gut mit Pflanzen besetzter und an Schlupfwinkeln reicher Wohnbehälter bei möglichst natürlicher Nahrung, wie

Wasserinsekten, Würmer, Frösche, Fische und im Notfall rohes Rindfleisch.

Wie *Dytiscus marginalis* verhalten sich in bezug auf die Legezeit nach meinen Befunden auch die Species *dimidiatus* Bergstr. und *circumcinctus* Ahr. Über *D. circumflexus* Fabr. und *latissimus* L. liegen zurzeit noch keine Angaben vor. Abweichende Verhältnisse traf ich bei der kleinsten deutschen *Dytiscus*-Art, bei *D. punctulatus* Fabr. an. Von bereits $^1/_2$ Jahr im Aquarium gehaltenen Käfern erzielte ich am 19. März ein Ei, dem viele in der Zeit vom 23. des Monats bis zum 24. April folgten. Frisch gefangene Individuen legten am 28. Oktober, am 2., 3. und 5. November 1908 und wieder vom 26. April bis zum 12. Mai. Ein am 25. März mir zugegangener Käfer setzte vom 4. bis 7. April 1910 mehrere Eier ab. Vier Ende September 1911 erbeutete *D. punctulatus* ♀♀ führten in den Ovarien bereits zahlreiche opake und bis 2,5 mm lange, also sicher bereits im Wachstum begriffene Keime, während bei gleichzeitig gefangenen *marginalis* ♀♀ die Eiröhren noch durchaus durchsichtig waren. Zwei Anfang Oktober 1912 gefangene Weibchen bargen je 25 ausgewachsene Eier. Anderseits zeigte ein Mitte Mai 1912 zur Sektion gekommenes, frisch gefangenes und gut ausgehärtetes *D. punctulatus* ♀ gänzlich unentwickelte, die seinen Wohnort teilenden *marginalis*-Individuen dagegen mit zahlreichen reifen Eiern erfüllte Ovarien. Im Juli unterschieden sich die *punctulatus*-Ovarien von denen anderer Species nicht. Zwingen schon diese Angaben zu der Annahme, daß die Legeperiode von *D. punctulatus* zeitlich der unserer übrigen *Dytiscus*-Species vorangeht, so wird diese erhärtet durch die Fundzeiten für die Larven. Am 21. Dezember 1911 kam mir eine auf dem zweiten Stadium stehende *D. punctulatus*-Larve ins Netz, die zum mindesten 14 Tage alt, also Anfang Dezember geboren war. Am 25. März 1910 fing ich an derselben Stelle zwei *punctulatus*-Larven, die bereits die zweite Larvenhaut abgestreift hatten, und wenige Tage später ebendort zahlreiche Individuen, die sich noch auf dem ersten und zweiten Stadium befanden. Ende April 1912 wurden mir zahlreiche Larven eingeliefert, die mit wenigen Ausnahmen bereits das letzte larvale Stadium erreicht hatten und zum Teil Mitte Mai zur Verpuppung schritten. Da diese Beobachtungen sich über mehrere Jahre verteilen und an geographisch weit voneinander entfernten Plätzen — Holstein und Marburg — angestellt wurden, glaube ich, sie dahin verallgemeinern zu dürfen: *Dytiscus punctulatus* beginnt bereits Ausgang Herbst mit der Eiablage, ein Teil der Larven schlüpft vor Wintersanfang und ist im Mai verpuppungsreif geworden, wenn

die letzten, im Frühjahr abgesetzten Eier die Embryonen entlassen. Eine bemerkenswerte Stützung erfährt diese Ansicht durch eine Beobachtung Burgess Sopps (Some British Diving Beetles; in: Science Gossip, Vol. VII, Nr. 82 u. 83, London). Der genannte Autor sah ein am 19. Dezember 1900 gefangenes Weibchen am 21. d. M. innerhalb 60 Stunden 12 Eier absetzen, die sich normal entwickelten und Ende Januar im folgenden Jahre ausschlüpften.

Die weiter oben nachgewiesene, zweijährige Fruchtbarkeit der Weibchen stellt *Dytiscus* in Gegensatz zu der großen Mehrzahl der übrigen Coleopteren. Unter den wenigen, die es auf eine mehrjährige Lebenszeit bringen, war meines Wissens bisher *Timarcha* die einzige bekannte Gattung, deren Weibchen im zweiten und dritten Jahre wieder zur Eiablage kommen können (vgl. Buddeberg 1888, S. 42—43, Simroth 1906, S. 124 und Blunck, Lebensdauer, Tod usw.).

## Die Zahl der Eier.

Die Zahl der von einem *Dytiscus* ♀ in einer Legeperiode abgesetzten Eier ist zurzeit noch nicht mit der nötigen Genauigkeit ermittelt. An exakten Angaben in der Literatur fehlt es. Mit allgemeinen Wendungen wie: »viele«, »ziemlich zahlreich« und »ziemliche Menge« ist natürlich wenig anzufangen. Die Quantität der Eier an der Hand von Beobachtungsmaterial zu bestimmen, macht Schwierigkeit. Die Gelege eines gefangenen Individuums bleiben numerisch weit hinter den Keimen zurück, die dasselbe Tier im Freien erzeugt hätte, da es kaum möglich ist, den Käfern im Aquarium dauernd für die Ausübung der Fortpflanzungsgeschäfte normale Lebensbedingungen zu schaffen. Mangel an geeigneter Nahrung darf indessen nicht ohne weiteres für die geringe Zahl der Eier verantwortlich gemacht werden. Es scheint vielmehr, daß die Geschlechtsdrüsen sich bei weitem besser entwickeln, wenn die Käfer im Winter eine längere Hungerperiode durchmachen müssen, als wenn sie dauernd reichlich gefüttert werden.

Die Höchstzahl der mir von einem Individuum gelieferten Eier betrug 203. Der Käfer setzte diese im Mai innerhalb 14 Tagen ab. Nimmt man an, daß die Legezeit im Minimum 10 Wochen beträgt und berücksichtigt, daß bei dem besagten Tier der Höhepunkt in der Leistungsfähigkeit der Keimdrüsen bereits überschritten war, so darf 1000 als Mindestzahl der von ihm produzierten Eier geschätzt werden.

Needham und Betten (1901) sowie Speiser (1902, S. 91) empfehlen zur Ermittelung des Eiquantums eines Käfers die Zahl der Keime in den Ovarien festzustellen. Bei *Dytiscus* zählt man im Durchschnitt

100 Eiröhren mit je 11—13 Kammern und käme somit auf 1100 bis 1300 Eier. Es wurde indessen bereits darauf hingewiesen, daß nicht alle angelegten Kammern in derselben Legeperiode heranreifen, daß vielmehr bis zu sieben in das nächste Jahr mit übernommen werden. Betrug die Zahl der Kammern zu Beginn der Legezeit 13, zum Schluß 7, so sind zum wenigsten 500 Eier abgesetzt worden, und diese Zahl darf allgemein als Mindestsatz der von einem normalen *Dytiscus* ♀ in einem Frühjahr produzierten Eier gelten. Anderseits ist sichergestellt, daß die Abgliederung der Kammern vom Endfach zu Beginn der Legezeit noch weiterläuft, daß die sieben gegen Schluß der Periode vorhandenen Kammern oft erst während dieser angelegt werden, und dadurch muß sich natürlich die Zahl der Eier beträchtlich erhöhen. Die Quantität der von einem *Dytiscus* ♀ in einem Frühjahr abgesetzten Eier beträgt demnach zum mindesten 500, wahrscheinlich im Durchschnitt 1000 und kaum mehr als 1500 Stück. Sie hält sich damit in denselben Grenzen wie bei der Mehrzahl der übrigen Coleopteren, für die nach Everts (1903, S. 103) 20 als Minimum, bis zu 2000 als Durchschnitt und 3000—4000 als Seltenheit gilt.

Die Eizahl hängt im allgemeinen bei den Käfern wie im ganzen Tierreich von dem Grade der Wahrscheinlichkeit ab, mit dem die einzelnen Keime auf den glücklichen Verlauf ihres Entwicklungsganges rechnen dürfen. Für die aus dem Ei schlüpfende *Necrophorus*-Larve sind die Aussichten, das Imagostadium zu erreichen, die denkbar günstigsten, und der Totengräber soll nur etwa 30 Eier absetzen (Kirby und Spence 1828, Bd. I, S. 295—296[1]). Auch *Lucanus cervus* bringt nur 30 Eier zur Ablage (Mélise 1879, S. 44). Bei *Carabus nemoralis* steigt die Zahl der Keime, nach dem Bau der Ovarien zu urteilen, auf etwa 100. Bei *Meloë* macht der komplizierte Wirtswechsel der Larven das sehr bedeutende Gelege von 4000 Stück erforderlich. Beim Gelbrand geht, wie ich an andrer Stelle zu erörtern habe, ein sehr hoher Prozentsatz der Brut bereits während der Embryonalentwicklung zugrunde, viele Larven vollenden die Metamorphose nicht, und eine große Zahl scheint noch im Puppenlager ein Opfer der Insektenfresser zu werden. So darf auch bei *Dytiscus* die relativ große Eizahl nicht überraschen.

Von der Masse des von einem Individuum aufgebrachten Keimmaterials mögen folgende Vergleiche eine Vorstellung geben. Ein Ei wiegt 2 mg, mißt 7 mm in der Länge und 1,2 mm im Querschnitt, hat also etwa ein Volumen von 8 mm³. Ein Käfer wiegt durchschnitt-

[1] Lacordaire (1834, S. 37) scheint diese Angabe übernommen zu haben, schreibt aber 30 Eier pro Tag.

lich 2000 mg und verdrängt 2000 mm³ $H_2O$. Rechnen wir mit nur 1000 Eiern als Gesamtzahl, so kommen diese gewichtsprozentual der Masse des Käfers gleich und übertreffen sein Volumen um das vierfache. Die 1000 Eier würden hintereinandergereiht eine 7 m lange Schnur ergeben. In einer Ebene ausgebreitet könnte ein reichliches Gelege ein Gebiet von 1 Quadratdecimeter lückenlos bedecken.

Stein (1847, S. 109) vertritt die Ansicht, daß infolge ihrer Anordnung in den Ovarien der Abgang der Eier bei Coleopteren nicht kontinuierlich erfolgt, sondern in mehreren Perioden, die voneinander durch legefreie Zeiträume geschieden sind. In der Tat wurde eine dementsprechende Periodizität verschiedentlich bei Käfern beobachtet. *Spercheus emarginatus* Schall, ein Hydrophilide, soll alle 3 Wochen etwa 50 Eier absetzen, *Lucanus cervus* in zwei Perioden je 15 (Mélise 1879, S. 44), *Agelastica alni* L. sechsmal nach je 5 Tagen 80 Stück (Henking 1892, S. 94—96). Lyonet (1832, S. 111) vermutet bei *Dytiscus* ähnliche Verhältnisse und schreibt: «Il m'a paru qu'elles pondent au printemps plus d'une fois, et qu'elles mettent bas à chaque ponte de quarante à cinquante oeufs.» Von andrer Seite ist diese Angabe später noch einmal wiederholt worden (H. 1873, S. 54), und auch mir schien zeitweilig die Legezeit in mehrere Unterperioden zu zerfallen. So legte ein am 13. Mai gefangenes *marginalis* ♀ bis zum 20. des Monats, pausierte mit einmaliger Unterbrechung am 4. Juni bis zum 14. des Monats, setzte dann bis zum 25. fleißig Eier ab und nahm nach mehrtägiger Unterbrechung am 1. Juli die Legetätigkeit noch ein drittes Mal wieder auf. Ein andres, ebenfalls frisch gefangenes Weibchen zeigte folgendes Verhalten:

| Datum | Zahl der Eier | Datum | Zahl der Eier |
|---|---|---|---|
| 11. März | 1 | 7.—12. April | 0 |
| 12. » | 4 | 13. » | 4 |
| 13.—14. » | 0 | 14. » | 0 |
| 15. » | 1 | 15. » | 3 |
| 16. » | 2 | 16. » | 2 |
| 17.—28. » | 0 | 17.—21. » | 0 |
| 29. » | 4 | 22. » | 2 |
| 30. » | 2 | 23.—28. » | 0 |
| 31. März bis 1. April | 0 | 29. » | 1 |
| 2. April | 5 | 30. April bis 16. Mai | 0 |
| 3. » | 0 | 17. Mai | 2 |
| 4. » | 3 | 18.—22. » | 0 |
| 5. » | 1 | 23. » | 5 |
| 6. » | 3 | 24. Mai und später | 0 |

Diese in der ersten Zeit meiner Beschäftigung mit *Dytiscus* angestellten Beobachtungen, welche auf eine ziemlich ausgeprägte, wenn auch wenig regelmäßige Periodizität in der Eiablage hindeuten, konnte ich in den letzten Jahren nicht wiederholen und nehme daher an, daß die damals wenig glücklichen Zuchtbedingungen, unter denen ich die Käfer hielt, die mitgeteilten Erscheinungen hervorriefen. Die in den letzten Jahren angesetzten Zuchten lieferten von den mitgeteilten stark abweichende Resultate. So legten fünf in den ersten Maitagen gefangene und dann isoliert bei möglichst günstigen Lebensbedingungen gehaltene *marginalis* ♀♀:

| Datum | Nr. 1 | Nr 2 | Nr. 3 | Nr. 4 | Nr. 5 |
|---|---|---|---|---|---|
| 3. Mai | 8 | ? | ? | ? | ? |
| 4. » | 30 | | | | ? |
| 5. » | 7 | | | | ? |
| 6. » | 11 | | | | 10 |
| 7. » | 16 | | | | 1 |
| 8. » | 15 | | | | 5 |
| 9. » | 13 | | | | 7 |
| 10. » | 13 | | | | 15 |
| 11. » | 11 | | | | 3 |
| 12. » | 16 | | | | 1 |
| 13. » | 2 | ? | ? | ? | 2 |
| 14. » | 6 | 0 | 12 | 6 | 3 |
| 15. » | 21 | 12 | 20 | 7 | 1 |
| 16. » | 10 | 8 | 6 | 14 | 9 |
| 17. » | 6 | 9 | 7 | 18 | 10 |
| 18. » | 7 | 0 | 8 | 3 | 4 |
| 19. » | 9 | 15 | 1 | 18 | 2 |
| 20. » | 2 | 5 | 18 | 5 | 2 |
| 21. » | 0 | 5 | 7 | 4 | 0 |
| 22. » | 0 | 16 | 0 | 7 | 0 |
| 23. » | 0 | 22 | 6 | 35 | 0 |
| 24. » | 0 | 0 | 5 | 5 | 0 |
| 25. » | 0 | 7 | 0 | 6 | 0 |
| 26. » | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| 27. » u. später | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Die vorstehenden Daten besagen, daß die Zahl der in je 24 Stunden zur Abstoßung kommenden Eier zwar erheblich schwankt, daß aber von einer scharf ausgeprägten Periodizität im Sinne Steins keine Rede sein kann. Eine derartige Aufteilung der Legezeit in mehrere, voneinander getrennte Untergruppen ist auch von vornherein nicht gerade wahrscheinlich, weil die Bedingungen, welche nach Stein zu einer

periodischen Abwicklung des Legegeschäfts führen, bei *Dytiscus* nicht erfüllt sind. Stein geht von der Voraussetzung aus, daß in den Ovarien jederzeit alle Eiröhren untereinander gleichweit entwickelt sind, daß die jeweilig ältesten Keime der Röhren alle gleichzeitig reifen und zusammen zur Ablage kommen, und daß dann eine Spanne von mehreren Tagen verstreicht, bis die nächste Generation legereif wird. Das trifft indessen bei *Dytiscus* und, wie ich hinzufüge, auch für größere Carabinen (z. B. *Carabus nemoralis*) nicht zu. Beim Gelbrand erreichen nie Eier in allen Röhren gleichzeitig ihre volle Größe. Ein solcher Zustand wäre schon a priori unmöglich, weil 100 der Zahl der Röhren entsprechende Eier im ausgewachsenen Zustand nicht gleichzeitig Platz im Abdomen finden könnten. Die Eier reifen nacheinander: wenn in 30 Röhren die ältesten Keime etwa ihre definitive Größe erreicht haben, bergen 30 andre erst 4—5 mm lange und der Rest nur bis zu 3 mm messende Keime. Nr. 1 unsrer letzten Tabelle zeigt, daß die Ablage von 100 Eiern sich auf mindestens 6 Tage verteilt. Am 6. Tag haben alle Eiröhren je einen Keim entlassen und am 7. liefern die am 1. Tag geleerten bereits ein zweites Ei. Eine Unterbrechung, wie sie nach Steins Auffassung zu erwarten wäre, findet nach der Abstoßung von 100 Eiern nicht statt (s. Nr. 1). Die Ablage der Eier geht durchaus kontinuierlich weiter, um ziemlich plötzlich abgebrochen und dann nicht wieder aufgenommen zu werden.

Innerhalb 24 Stunden verlassen, soweit ich feststellen konnte, im Maximum 30 Eier den mütterlichen Organismus, im Durchschnitt 10. Deegener (1900, S. 115) glaubt beobachtet zu haben, daß die Käfer nachts eifriger legen als am Tage, nämlich fünf bis acht Eier gegen eins bis drei. Da *Dytiscus* im Dunkeln lebhafter ist als am hellen Tage erscheint eine derartige Bevorzugung der Nachtstunden von vornherein nicht unwahrscheinlich. Meine Käfer zeigten sich indessen in der Ausübung der Legetätigkeit von der Tageszeit auffallend unabhängig. Ein Weibchen legte von morgens $8^1/_2$ bis mittags um 12 Uhr neun Eier und stellte damit einen Rekord gegenüber den andern Individuen auf, die es nur selten auf mehr als ein Ei in der Stunde brachten. Régimbart (S. 203) sah ein *Dytiscus marginalis* ♀ innerhalb weniger Minuten zwei Eier legen. Größere Eimengen innerhalb kurzer Zeit abzusetzen, wie z. B. *Agelastica alni*, der in einer halben Stunde Gelege von bis zu 30 Elementen an die Blätter der Wirtspflanze anheftet, ist *Dytiscus* schon deshalb nicht imstande, weil der Ablage eines jeden Eies höchst komplizierte und zeitraubende Vorbereitungen voraufgehen, auf die ich nunmehr einzugehen habe.

## Der Ort der Eiablage.

Frisch gefangene, trächtige *Dytiscus* ♀♀ legen ihre Eier in der Regel ohne weitere Fürsorge für die Brut frei ins Wasser ab, und überlassen die zu Boden sinkenden Keime ihrem Schicksal. Diese augenfällige Erscheinung ist von vielen Seiten registriert und von zahlreichen Autoren als die normale Art der Eiablage beim Gelbrand aufgefaßt worden (vgl. Roesel 1749, Olivier 1789, Bd. I, S. 8, Lyonet 1832, S. 111, Burmeister, Bd. I, S. 565, Oken 1836, S. 1731, Lacordaire 1838, S. 477, Schiödte 1841, S. 404, Taschenberg 1877, S. 47, von Fricken 1885, S. 91, Heidenreich 1886, S. 73—74, Ludwig [Leunis] 1886, S. 77, Deegener 1900, S. 115). Die auf den Boden des Gewässers sinkenden Eier entwickeln sich jedoch durchweg nicht, und vornehmlich diesem Umstand ist der Mißerfolg aller embryologischen Arbeiten an *Dytiscus* zu danken. Lyonet (l. c.) klagt: «Plusieurs années de suite aucun de ces oeufs n'est éclos dans mon petit vivier. J'en ai mis à sec, j'en ai mis dans des lieux humides, j'en ai couvert de terre, j'en ai posé dessus, toujours inutilement.» Auch Deegeners (1900) Bearbeitung der Entwicklung von *Dytiscus* scheiterte an der Unmöglichkeit, die vom Aquariumboden aufgelesenen Eier aufzuziehen. Weder Aufbewahren in fließendem Wasser, auf sterilisiertem Grund, noch im Freien unter den scheinbar natürlichsten Bedingungen und dergleichen mehr konnte verhindern, daß ein sehr hoher Prozentsatz der Eier vorzeitig an Pilzinfektionen einging.

Seltsamerweise führte das Mißlingen aller Zuchtexperimente die Autoren nicht zu der naheliegenden Vermutung, daß das Fehlschlagen ihrer Versuche in unnatürlichen Legebedingungen des Käfers ihre Ursache haben könnten, d. h. daß *Dytiscus* unter normalen Lebensverhältnissen seine Eier nicht einfach frei ins Wasser entläßt. Brutpflege ist bekanntlich im Käferreich keine Seltenheit. Ich erinnere an die hohe Ausbildung dieses Instinkts beim Totengräber, an die kunstvollen Gespinste von *Hydrous* und *Hydrophilus*, sowie an die kleineren Hydrophiliden *Spercheus*, *Helochares* und *Philhydrus*, die ihre Eier an der Unterseite des Abdomens befestigen und bis zum Schlüpfen mit sich herumtragen (vgl. Heidenreich, l. c.). Eine gewisse, sich in der Wahl des Legeplatzes äußernde Sorge für die Brut dürfte darum auch wohl beim Gelbrand erwartet werden. In der Literatur finden sich dementsprechend verschiedene Angaben über Brutpflege bei *Dytiscus*, die indessen zum Teil irrtümlich sind.

So beruht Formaneks Mitteilung (1900, S. 78), daß *Dytiscus*

*circumcinctus* sich Brust und Hinterbeine mit seinen Eiern besetzt, auf einer peinlichen Verwechselung der vermeintlichen Käfereier mit Milbenlarven. Bedauerlich ist, daß die irrige Notiz Aufnahme in bedeutende Werke unsrer Literatur gefunden hat (z. B. Reitter 1908, Bd. I, S. 232, 1909, S. 45) und als wiederholte Beobachtung glaubhaft gemacht wird (Böttger 1909, S. 305 Anm.), Weber (1900, S. 168), der allerdings bereits Zweifel in die Zuverlässigkeit von Formaneks Beobachtung setzt, sieht in dem eigenartigen Transport der reifenden Eier ein Mittel des Käfers, die Brut vor den mit einem Eintrocknen des Wohngewässers verbundenen Gefahren zu schützen. Um weiteren Irrtümern vorzubeugen, sei hier noch einmal festgestellt:

Formaneks Angaben sind von keiner Seite bestätigt worden.

Die näheren bei Formanek aufgeführten Einzelheiten lassen keinen Zweifel, daß dem Autor ein von den bekannten Larven der *Hydrarachna geographica* stark heimgesuchter Käfer vorgelegen hat, ganz abgesehen davon, daß 38 *Dytiscus*-Eier, die Formanek gezählt haben will, auf einem einzigen Käfer gar keinen Platz finden können. Sie würden aneinandergereiht eine nicht weniger als 23 cm lange Schnur bilden.

Von andrer Seite wurde angegeben, daß *Dytiscus* seine Eier wie die Ephemeriden zu Laichpaketen zusammenschließt und als solche dem Wasser anvertraut (Houghton 1865, S. 424). Diese Notiz beruht indessen wohl auf einer Verwechslung des Gelbrandes mit dem Kolbenwasserkäfer.

Auf die rechte Spur nach der Art der Eiablage des Gelbrands führt das Studium des weiblichen Legeapparates. Er stellt (vgl. Demandt 1912 und Blunck 1912) im wesentlichen einen stark chitinisierten Säbel dar, dessen scharfe Schneide ihn zum Anschneiden von nicht allzu hartem Material geeignet macht. Mit Hilfe dieses Apparates versenkt *Dytiscus* seine Eier in das Innere pflanzlichen Gewebes. Der Zusammenhang wurde bereits 1828 von Kirby et Spence (Bd. I, S. 295—296) richtig erkannt, wenn anders ich den Passus ihrer Einführung in die Entomologie richtig verstehe: ». . .many large flies drop their eggs into the Ascidia fournished with dead carcases: and it seems very probable that Dytisci oviposit in them . . .“ Stein (1847), der in seiner Monographie der weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer auch die Legescheide von *Dytiscus* beschreibt und abbildet, läßt sich über die Eiablage des Käfers nicht aus, aber Régimbart, der bekannte Dytiscidenforscher, stellt Kirbys Vermutung durch direkte Beobachtung sicher und legt seine Befunde in Form einer besonderen Abhandlung nieder, die 1875 in den Annales Entomologi-

ques de France unter dem Titel: »Observations sur la ponte du *Dytiscus marginalis* etc.« erschien. Anschauliche Illustrationen begleiten den Text. Um so unverständlicher ist es, daß die leicht zugängliche Arbeit bis zur Jahrhundertwende fast ganz übersehen wurde (ausgenommen v. Fricken 1888, S. 32 u. 36). Erst als Taschenberg Régimbarts Befunde in Brehms »Tierleben« übernahm (1895, S. 52), wurden die in Vergessenheit geratenen Angaben von verschiedenen Seiten wieder aufgegriffen und in vollem Umfange bestätigt. Eine Erweiterung unsrer Kenntnisse bringen in der Folgezeit die Aufsätze von Sopp (1901, S. 118), Wanke (1906, S. 310), Haupt (1907, S. 441 bis 443) und Günther (1909, S. 176—177), während sich Walter (1899, S. 17), Lampert (1899, S. 99), Bade (1902, S. 4), Reuss (1906, S. 264), Czepa (1907, Nr. 50) und Kuhnt (1908, S. 142) auf Referate beschränken.

Die von mir durch eigne Beobachtungen kontrollierten und vervollständigten Angaben der Autoren gehen dahin, daß als Legepflanzen vornehmlich die frischen und grünen Triebe von *Sagittaria*, *Acorus*, *Potamogeton*, *Iris*, *Alisma Plantago* und *Scirpus lacustris* in Betracht kommen. Im Notfall wird im Aquarium auch die Achse besonders kräftiger Triebe der *Elodea densa* besucht. Alle genannten Gewächse sind durch fleischiges, chlorophyllreiches Gewebe und eine wenig verdickte Cuticula ausgezeichnet. *Carex*, Sumpfgräser usw. sind weniger beliebt, werden aber auch zuweilen mit herangezogen. So befinden sich nach Gast im zoologischen Institut von Halle mit *Dytiscus*-Eiern besetzte Schilfhalme. Das sklerenchymreiche Gewebe derartiger Gewächse erschwert nicht nur den Käfern die Legetätigkeit, sondern setzt auch die Embryonen der Gefahr aus, sich beim Schlüpfen nicht den Ausgang erzwingen zu können und mit den letzten Leibessegmenten im Schnittspalt hängen zu bleiben, eine Erscheinung, die ich besonders oft an *Carex* beobachtete. In den starren Halmen der Binsen traf ich bisher noch keine Eier an. Zuweilen, nämlich dann, wenn alle Staudenpflanzen fehlen, bettet der Käfer seine Brut in das grüne Gewirr der Fadenalgen ein. Ich wurde auf dieses Verhalten bei gefangenen Individuen aufmerksam und nehme an, daß der Käfer im Notfall auch im Freien diesen Weg beschreitet. Anders wäre das Auftreten von *Dytiscus*-Larven in Gewässern, die außer *Spirogyra* nachweislich keine makroskopischen Pflanzen enthalten, unerklärlich. An den Grund sinkende Eier gehen fast ausnahmslos ein, während die in den Fadenalgen suspendierten Keime sich normal entwickeln. Abgestorbenem Gewebe vertraut *Dytiscus* entgegen der Angabe Schloemps (1901, S. 16) keine Eier an.

## Der Vorgang der Eiablage.

Trächtige Weibchen zeigen bereits mehrere Tage, bevor sie zur Eiablage schreiten, eine merkliche Unruhe. Die Käfer befinden sich in ständiger Bewegung und durchrudern in langsamen Stößen schwerfällig das Wohngewässer. Von Zeit zu Zeit lassen sie sich an den Achsen und Blättern von Wasserpflanzen nieder und kriechen auf diesen umher, sie dabei lebhaft mit Fühlern und Palpen betastend. Das Aufsuchen der Legepflanzen ist die einzige Gelegenheit, bei der der Käfer im Wasser die schwimmende zugunsten der sonst nur an Land geübten kriechenden Bewegungsart aufgibt. Harte oder faulende Pflanzenteile werden von dem Tier in der Regel schnell wieder verlassen, während es bei frischen und jungen Trieben länger verweilt.

Die Entscheidung, ob eine Pflanze zur Aufnahme seiner Eier geeignet ist, scheint der Käfer vornehmlich mit Hilfe der chemischen Sinne zu treffen. Das Gesicht ist zum mindesten in dunklen Nächten ausgeschaltet. Der Tastsinn allein kann über den Chlorophyllreichtum des Gewebes nicht entscheiden. Der Käfer arbeitet bei seiner Orientierung wie erwähnt vornehmlich mit Fühlern und Tastern, also gerade mit den Organen, die wir als Perceptionscentren chemischer Sinnesqualitäten anzusprechen pflegen. Da die Tiere außerdem bei der Eiablage die Pflanze anzubeißen pflegen, also die Sinneskegel der Mundhöhle in direkten Kontakt mit dem Zellsaft bringen, weist alles darauf hin, daß sie sich bei der Wahl der Legepflanzen durch den Geruchs- und Geschmackssinn leiten lassen. Ob etwa auch die Legescheide selbst außer ihren Tastkegeln chemische Sinneszapfen trägt, ist zurzeit noch nicht sichergestellt.

Der Vorgang der Eiablage ist entgegen der Angabe Czepas (l. c.) nicht leicht zu beobachten, da es selten glückt, die bei diesem Geschäft recht scheuen Käfer zu überraschen. Auf Grund eigner Beobachtungen gegebene Mitteilungen liegen bislang meines Wissens nur von Régimbart (1870, S. 46—47 und 1874, S. 201—206) vor, der ausdrücklich auf die Schwierigkeiten hinweist, den Moment der Eiablage abzupassen. «Quoique (1874, S. 201) j'aie, depuis bien des années, nourri constamment des Dytisques dans un aquarium présentant toutes les conditions nécessaires à leur existence, il ne m'est arrivé que deux fois d'en surpendre la ponte: la première fois en 1865 sur le *Dytiscus marginalis*, la seconde fois ..... en 1874, sur le *Dytiscus circumflexus*.» Mehrere Jahre hindurch fortgesetzte und speziell auf diesen Zweck gerichtete Untersuchungen setzten mich instand, die dem Studium

entgegenstehenden Schwierigkeiten zu mildern und nunmehr an der Hand eines reichen Beobachtungsmaterials eine ausführliche Schilderung der sich bei der Eiablage abspielenden Vorgänge zu geben.

Hat das legewillige Weibchen eine ihm zusagende Pflanze gefunden, so stellt es sich auf dieser, den Kopf in der Regel nach der Spitze des Triebes gerichtet, in der Längsachse des Sprosses ein und verankert sich. Vorder- und Mittelbeine umklammern den Stengel des Gewächses, die Mandibeln werden oft in das Gewebe eingeschlagen, und die Schwimmbeine strecken sich parallel zu den Seiten des Körpers nach hinten aus, um sich mit den Krallen der Pflanze aufzustützen (s. Fig. 1). Die Fühler werden normalerweise nicht unter dem Thorax verborgen, wie RÉGIMBART (l. c. S. 203) es beobachtet hat, sondern in der in Fig. 1 veranschaulichten Weise schräg nach unten und vorn vorgestreckt. Sie führen von Zeit zu Zeit, unterstützt von den Maxillarpalpen tastende Bewegungen aus. Nach unter Umständen mehrmaligem Platzwechsel des Tieres tritt aus dem von den Elytren sich etwas abhebenden Abdomen zwischen den beiden Hälften des neunten Sternits der Legesäbel aus und sucht die Pflanze anzuschneiden. Zu dem Zweck wird das Organ mit seiner scharfen und harten Spitze der Unterlage aufgesetzt und in diese eingestemmt. Das Eindringen wird befördert durch langsame Dilatationen und Kontraktionen des Abdomens, die die Säbelspitze in eine schneidende Gleitbewegung versetzen. In der Regel genügen wenige Schnitte, um den Legeapparat, der nach und nach in allen seinen Teilen den Hinterleib verläßt, vollständig in die Pflanze zu versenken. Das Tier verfährt bei dieser Arbeit mit einem ganz erstaunlichen Geschick. Es gelingt ihm unfehlbar, den mehr als 10 mm langen Säbel ohne einen Fehlschnitt in seiner ganzen Länge

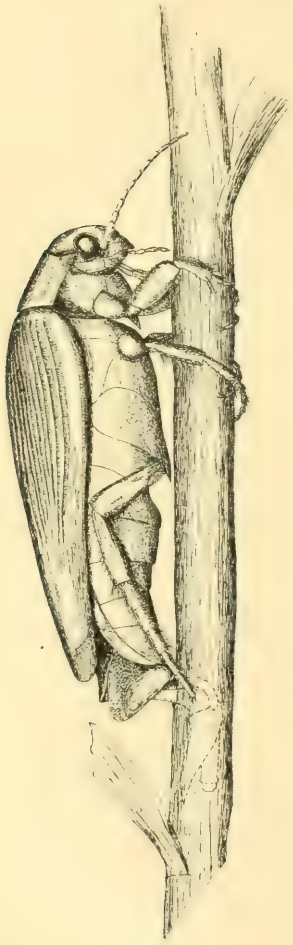


Fig. 1.
Legendes *Dytiscus*-♀. Vergr. 3 mal.

in das Pflanzengewebe einzuführen, selbst dann, wenn es sich um die papierdünnen Blätter der Wassergräser handelt (vgl. WANKE 1906). In der Regel sucht der Legeapparat das Schwammparenchym der Blätter oder die Leitbündelregion der Achsen auf und kommt hier zur Ruhe. Es sei darauf aufmerksam gemacht, daß die Genitalklappen (s. DEMANDT 1912) in diesem Moment weit aus dem Körper herausgeklappt sind und sichtbar werden, wie die Fig. 1 erkennen läßt. RÉGIMBARTS (l. c.) Figur eines legenden Weibchens verleitet zu Mißdeutungen in diesem Punkt. In der skizzierten Haltung verharrt der Käfer längere Zeit, bis zu 10 Minuten. Unterdessen vollzieht sich der Übertritt eines der im Eierkelch wartenden Eier in den Uterus und weiter in die Vagina. Dabei mag als treibende Kraft die Peristaltik der Scheide arbeiten, wirksam unterstützt von dem starken Blutdruck, der auf allen Geweben steht und auch die Weichteile der Genitalklappen stark zum Schwellen bringt. Beim Betreten des Legesäbels treibt das Ei die Vagina auf, klappt wie die Messerklinge aus dem Heft ihr freies Ende aus dem Säbel heraus und entfaltet ähnlich dem Fühler einer Schnecke die in der Scheide ruhenden distalen Hautpartien.

Nunmehr beginnt die Rückbewegung des Legeapparats, der zunächst einige Male vorwärts und wieder zurückgeschoben wird, um sich von dem Ei zu befreien, und dann langsam wieder ganz in den Körper zurückgleitet. Das Ei bleibt in der Wunde durch ein klares, klebriges Secret fixiert, das zugleich mit ihm die Scheide verlassen hat. Die Eiablage ist beendet, und der Käfer steigt nach kurzer Ruhepause zur Oberfläche, um neue Atemluft zu schöpfen.

Im wesentlichen ist der Hergang des Legeaktes stets der gleiche. Nur sei bemerkt, daß die Käfer zuweilen die bereits in die Pflanze eingeführte Legeröhre wieder einziehen und fortschwimmen, ohne den Schnitt mit einem Ei zu beschenken (s. WANKE 1906).

Es ist anzunehmen, daß die betreffende Stelle zur Aufnahme eines Eies nicht geeignet war, denn stets nimmt der Käfer in einem solchen Fall seine Tätigkeit bald an einem andern Ort wieder auf. Ist kein geeignetes Pflanzenmaterial vorhanden, so zerbeißen und zerschneiden die Tiere bei ihren stets fehlschlagenden Legeversuchen nicht selten die ganzen Pflanzen, eine Erscheinung, die ich besonders bei dem in Bezug auf die Legepflanzen etwas wählerischen *Dytiscus dimidiatus* Bergstr. beobachtete.

Normalerweise wird jeder Schnitt mit einem Ei beschenkt, nicht mit mehreren, wie bei REUSS (1906) zu lesen ist. Frisch belegte Pflanzen zeigen äußerlich keine Veränderungen. Der Einschnitt bleibt höchstens

als ein feiner, 5 mm langer Spalt sichtbar. Die Eier verschwinden in weichem, schwammigem Gewebe für den Beschauer zunächst ganz und treten erst, wenn sie nach einigen Tagen zu schwellen beginnen, wieder mehr hervor. Schwach erhabene Stellen bezeichnen dann die Lage des Eies, und zuweilen öffnet sich der Legespalt so weit, daß die Kopfpartien des Embryos sichtbar werden. Nach einem solchen Objekt wurde Fig. 2 gezeichnet. Pflanzen, bei denen der vordere Eipol direkt aus dem Schnitt herausschaut, bilden eine seltene Ausnahme, die Régimbart (l. c. Fig. 5) als den Normalfall im Bilde festgehalten hat. Die Lage des Schnittspaltes richtet sich nach der Art der pflanzlichen Unterlage und fällt bei Blättern mit dem Kiel bzw. der Mittelrippe zusammen. Die Eier ruhen in der Längsrichtung des Triebes und sind meist mit dem Vorderpol ein wenig der Peripherie zugeneigt. Diese Stellung bringt eine gewisse Regelmäßigkeit in der Anordnung der Eier mit sich, wenn auch die von Günther (l. c.) beobachtete Verteilung der Embryonen in zwei Parallelreihen mit genähert gleichem Abstand untereinander als ein Produkt des Zufalles angesehen werden muß. Zu Beginn der Legezeit im März, wenn es in den Gewässern noch an Pflanzen mangelt, sind die wenigen geeigneten Triebe oft über und über mit Schnittstellen bedeckt, ohne daß Eier oder Wirtspflanze dadurch geschädigt werden. Ein nur 55 mm langer und 5 mm starker *Alisma*-Stiel entließ neun normal entwickelte *D. marginalis*-Larven.

Fig. 2.
Mit *Dytiscus*-Eiern besetztes Blatt. Vergrößert.

An dieser Stelle ist noch auf eine eigentümliche Erscheinung hinzuweisen. Man findet im Freien garnicht selten *Dytiscus*-Eier in über die Wasserfläche hinausragenden Pflanzenteilen. Haupt (l. c.) meint, daß das Weibchen zum Zweck der Eiablage ein Stück über den Wasserspiegel an der Pflanze emporklettert. Mir kam indessen nur ein einziger derartiger Fall zu Gesicht, und ich möchte mich daher der Auffassung Günthers anschließen, daß dank des raschen Wachstums der jungen Triebe die Eier im Laufe ihrer Entwicklung über das Niveau des Weihers hinausgehoben werden. Ein Fallen des Spiegels würde

natürlich den gleichen Effekt zeitigen. Die Entwicklung der Larven wird durch diesen Prozeß weder gestört noch aufgehalten. Die Tiere schlüpfen zur normalen Zeit und lassen sich ins Wasser fallen. Es macht daher auch keine Schwierigkeiten, mit *Dytiscus*-Eiern besetzte Pflanzen in feuchtem Moos verpackt zu verschicken.

Die Eiablage in das Innere lebenden Pflanzengewebes teilen mit *Dytiscus marginalis* die andern daraufhin untersuchten Species der Gattung und einige weitere Vertreter der Schwimmkäfer (z. B. nach Régimbart *Cybister*). Kleinere Formen, die nicht über einen so ausgeprägt messerartigen Legeapparat wie *Dytiscus* verfügen, scheinen sich darauf zu beschränken, ihre Eier mit Hilfe eines Klebstoffs der Scheide äußerlich an Wasserpflanzenblättern zu befestigen. So besetzte *Agabus undulatus* Schrank im Aquarium die Blattwinkel der *Elodea canadensis* mit seinen Eiern. Andre Insektengruppen verfahren hingegen, daran sei hier erinnert, ganz ähnlich wie *Dytiscus*. Ich verweise auf den Polyphagen *Donacia* (Henking 1892, S. 100), auf *Notonecta glauca*, *Naucoris cimicoides* (*Ploa minutissima*) und andre Hemipteren. Die Gyriniden sollen wie *Agabus* ihre Eier regelmäßig geordnet den Blättern verschiedener Sumpf- und Wassergewächse anheften (s. a. Heidenreich, l. c.).

Ich möchte diesen Aufsatz nicht schließen, ohne mit einigen Worten auf die biologische Bedeutung der geschilderten Verhältnisse einzugehen. Welche Vorteile sind für die Eier mit dem Aufenthalt im Pflanzengewebe verbunden? Der durch die Wohnpflanze zweifellos gewährleistete Schutz gegen Feinde kann allein die Erscheinungen der Brutpflege bei *Dytiscus* wohl nicht erklären, ganz abgesehen davon, daß die Eier in ihren Verstecken garnicht so selten von parasitären Hymenopteren aufgespürt werden. So machen die *Prestwichiae* nach Heymons ihre ganze Entwicklung im *Dytiscus*-Ei durch.

Nach Régimbart (l. c. S. 205) liegt die Bedeutung der Wirtspflanze weniger in dem Fernhalten lebender Feinde als in dem Schutz des Embryos gegen die schädigenden Einflüsse physikalisch-chemischer Natur. Régimbart geht von der Voraussetzung aus, daß die Schlüpfzeit der Larven sich von Ende Winter bis Mitte Frühling hinzieht, während die Eiablage bereits im Herbst beginnen soll und sich durch die ganze kalte Jahreszeit bis in das Frühjahr hinein erstreckt. Die Eier müßten demnach teilweise monatelang auf dem Embryonalstadium verweilen und wären mit steigendem und sinkendem Wasserspiegel der Gefahr des Vertrocknens ausgesetzt. Dem soll durch das saftreiche Pflanzengewebe begegnet werden. — Dagegen ist Folgendes zu sagen:

*Dytiscus* durchläuft seine Embryonalentwicklung in der Regel innerhalb weniger Wochen, so daß seine Eier von den Niveauschwankungen des Wassers kaum betroffen werden, ihnen also in dieser Richtung der Aufenthalt in der Pflanze keinen Vorteil bietet.

Régimbart nimmt weiter an, daß die Art der Eiablage für die Ausbreitung der Species von Nutzen ist. Die Frühjahrsüberschwemmungen sollen die Pflanzen entwurzeln und in Gegenden verschleppen, denen die Käfer bisher fehlten. — Mir will auch diese Erklärung nicht recht einleuchten, da alle Wasserinsekten, welche ihre Eier den Pflanzen anvertrauen, durchweg gute Flieger sind und schon dadurch für ihre Verbreitung sorgen.

Experimentelle Untersuchungen, die geeignet scheinen, die vorliegenden Fragen exakt zu beantworten, konnten ungünstiger äußerer Bedingungen halber in diesem Jahr noch nicht beendet werden. Die erhaltenen Resultate scheinen indessen bereits jetzt zur Aufstellung des Satzes zu berechtigen: das dank der Assimilationstätigkeit sauerstoffreiche Pflanzengewebe befördert den Stoffwechsel des *Dytiscus*-Embryo und damit seine Entwicklung. Geäußert wurde eine ähnliche Vermutung bereits einmal von Haupt. Ich beschränke mich zurzeit auf die Aufzählung einiger Erscheinungen, die durch den aufgestellten Satz eine ungezwungene Erklärung finden.

1) Nicht in Pflanzen eingebettete Eier entwickeln sich auch dann nur sehr unvollkommen und langsam, wenn ihnen im übrigen die günstigsten Lebensbedingungen gestellt werden. Auf sterilisiertem, feinem Sand in täglich erneuertem, reinem Wasser ruhende Eier, die in einem hellen Raum der Sonne ausgesetzt sind, gehen trotzdem zum großen Teil vorzeitig zugrunde, und die wenigen zum Schlüpfen kommenden brauchen zum mindesten 20 Tage zur Embryonalentwicklung, ruhen also doppelt so lange als die normal abgelegten Eier (s. a. Deegener, l. c.).

2) Pflanzen, die während der Embryonalentwicklung der ihnen anvertrauten Keime absterben, entlassen in der Regel keine Larven. Die Eier treten zwar in die Entwicklung ein, sterben aber vorzeitig ab.

3) Die Weibchen vertrauen ihre Eier ausschließlich lebensfrischem chlorophyllreichem Gewebe an und ziehen junge Triebe älteren vor. Faulendes Holz oder kranke Pflanzen werden entgegen den Angaben Schloemps (1901, S. 16) nie mit Eiern besetzt.

4) Aus Mangel an geeigneten Legebedingungen auf den Aquarienboden abgelegte Eier können zum großen Teil noch gerettet werden,

wenn sie sogleich nach dem Verlassen des mütterlichen Organismus in frische Fadenalgen, z. B. *Spirogyra*, eingebettet werden.

Mir scheint das letzte Beispiel ganz besonders beweisend, daß die Eier viel mehr auf den von der Pflanze gelieferten Sauerstoff als auf den durch sie gewährten mechanischen Schutz angewiesen sind.

Marburg, im Oktober 1912.

## Literaturverzeichnis.


E. Bade, Aus dem Leben des Gelbrandes. In: Blätter für Aquarien- und Terrarienkunde. XIII. Jahrg. S. 3—6. Magdeburg 1902.

H. Blunck, Das Geschlechtsleben des Dytiscus marginalis L. 1. Teil: Die Begattung. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CII. S. 169—248. Leipzig 1912.

— Lebensdauer, Tod und Altersschwäche bei Dytiscus. (Noch nicht gedruckt. Im Manuskript zugänglich.)

J.-L.-V. Boas, Organe copulateur et accouplement du Hanneton. In: Oversigt over det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger og dets Medlemmers Arbejder i Aaret 1892. S. 239—260, Tab. II. Kjöbenhavn 1892—1893.

W. Böttger, (Eine Notiz über die Eiablage des Dytiscus). In:Wochenschrift f. Aquarien- und Terrarienkunde. VI. Jahrg. S. 305 Anm. Braunschweig. 1909.

Buddeberg, Beobachtungen über die Lebensweise und Entwicklungsgeschichte einheimischer Käferarten. In: Jahrbücher des nassauischen Vereins für Naturkunde. 41. Jahrg. S. 20—43. Wiesbaden 1888.

H. Burmeister, Handbuch der Entomologie. Bd. I. Berlin 1832.

A. Czepa, Pflege und Zucht der Schwimm- u. Wasserkäfer. In: Wochenschrift für Aquarien- und Terrarienkunde. Bd. IV. S. 621—623 u. 633—634. Braunschweig 1907.

P. Deegener, Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von Hydrophilus. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVIII. S. 113—168. Leipzig 1900.

C. Demandt, Der Geschlechtsapparat von Dytiscus marginalis L. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII. Hft. 2. S. 171—299. Leipzig 1912.

J. Everts, Coleoptera Neerlandica. Supplement. Lichaamsbouw, ontwikkeling en verblijf. S-Gravenhage 1903.

Formanek, Coleopterologische Notizen. In: Wiener entomologische Zeitung. 19. Jahrg. S. 78. Wien 1900.

W. v. Fricken, Naturgeschichte der in Deutschland einheimischen Käfer. Werl. 1885 u. 1906.

W. v. Fricken, Entwickelung, Athmung und Lebensweise der Gattung Hydrophilus. Ein auf d. 60. Vers. deutscher Naturf. und Ärzte gehaltener Vortrag: In: Natur und Offenbarung. Bd. XXXIV. S. 30—37. Münster 1888.

E. Günther, Biologisches über Dytiscus marginalis L. In: Berl. Entom. Zeitschrift. Bd. LIV. S. 176—178. Berlin 1909.

R. H., Le Dytisque bordé. In: Feuille des Jeunes Naturalistes. Bd. III. S. 54. 1872—1873.

H. Haupt, Zur Biologie des Gelbrandes. In: Wochenschrift f. Aquarien- u. Terrarienkunde. 4. Jahrg. S. 430—431 u. 441—443. Braunschweig 1907.

Heidenreich, Über die Eierablagen von Coleopteren. In: Societas entomologica. 1. Jahrg. S. 73—74. Zürich 1886.

K. Heider, Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus L. 1. Teil. Jena 1889.

H. Henking, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Specielles und Allgemeines. In: Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LIV. S. 1—274. Taf. I—XII. Leipzig 1892.

W. Houghton, The great Water-beetle (Dytiscus marginalis). In: The Intellectual Observer. Review of natural History ... Vol. VI. London 1865.

W. Kirby and W. Spence, An Introduction to Entomology. Four Volumes, with Plates. 5. ed. London 1828.

— (1823—1833 dasselbe in Okens Übersetzung. Stuttgart u. Tübingen).

P. Kuhnt, Die Wasserkäfer. In: Entomologisches Jahrbuch. XVII. Jahrg. S. 133—145. Leipzig 1908.

M. Th. Lacordaire, Introduction à l'Entomologie. T. I u. II. Paris 1834 u. 1838.

K. Lampert, Das Leben der Binnengewässer. Leipzig 1899.

J. Leunis, Synopsis der Tierkunde. 3. Aufl. von H. Ludwig. Bd. II. Hannover 1886.

P. Lyonet, Recherches sur l'anatomie et les métamorphoses de différentes espèces d'Insectes, ouvr. posthume, publié par W. W. de Haan. S. 107—112. Pl. II. Paris 1832.

L. Mélise, Les Lucaniens de Belgique. In: Ann. Soc. Ent. Belgique. T. XXIV. p. 41—54. (1879.) Bruxelles 1880.

J. G. Needham and C. Betten, Aquatic Insects in the Adirondacks. 36 tab. In: Bull. of the New York State Museum. Nr. 47. p. 383—621. Albany 1901.

Oken, Allgemeine Naturgeschichte für alle Stände. Bd. V. 3. Abth. Stuttgart 1836.

M. Olivier, Entomologie ou Histoire naturelle des Insectes, avec leurs caractères génériques et spécifiques etc. Coléoptères. T. I. Paris 1789.

M. Régimbart, Observation sur la ponte du Dytiscus marginalis. In: Feuille des Jeunes Naturalistes. 1. Ann. p. 46—47. 1870.

— Observations sur la ponte du Dytiscus marginalis et de quelques autres insectes aquatiques. In: Ann. Soc. Entom. de France. 5. Sér. T. V. p. 201—206 (1874). Paris 1875.

E. Reitter, Coleoptera. In: A. Brauer, Die Süßwasserfauna Deutschlands. Hft. 3 u. 4. Jena 1909.

— Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. Bd. I. Stuttgart 1908.

H. Reuss, Die Fischfeinde aus der niederen Tierwelt. In: Allgemeine Fischereizeitung. 31. Jahrg. S. 261—267. München 1906.

A. Rösel, Der monatlich herausgegebenen Insektenbelustigungen 2. Theil. Nürnberg 1749.

Jg. Schiödte, Genera og Species af Danmarks Elentherata etc. Bd. I. 1. 2. Deel. Kiöbenhavn (1840) 1841.

V. Schloemp, Der Gelbrandkäfer. In: Nerthus. III. Jahrg. S. 14—16. Altona 1901.

D. Sharp, Longevity in a beetle. In: The Entomologist's Monthly Magazine. Vol. XIX. p. 260—261. London 1882—1883.

E. Korschelt, Versuche an Lumbriciden und deren Lebensdauer im Vergleich mit andern wirbellosen Tieren. [Enthält die Beobachtungen Simroths.] In: Verh. deutsch. zool. Ges. 16. Vers. S. 113—127. Leipzig 1906.

E. J. Burgess Sopp, The study of Live-History. In: The Entomologist. An illustrated journal of general Entomology. Vol. XXXIV. p. 117—126. London 1901.

F. Stein, Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten. 1. Monographie. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin 1847.

E. Taschenberg, Die Insekten, Tausendfüßler und Spinnen. In: Brehms Thierleben. Allgemeine Kunde des Tierreichs. Große Ausgabe. 4. Abth. Wirbellose Thiere. Bd. I. Leipzig 1877.

— Dasselbe. 3. Auflage. Von Pechuel-Loesche. Bd. IX. Leipzig 1892.

E. Walter, Die Brutschädlinge der Fische und die Mittel zu ihrer Vernichtung. Neudamm 1899.

Wanke, Zur Lebensweise des Gelbrandes. In: Allgem. Fischereizeitung. XXXI. Jahrg. S. 310—311. München 1906.

Weber, Brutpflege von *Dytiscus circumcinctus* Ahr. In: Illustr. Zeitschrift f. Entomologie. Bd. V. S. 168. Neudamm 1900.

# Die Corpora allata der Insekten.

Von

**Arthur Nabert.**

Mit 8 Figuren im Text und Tafel VIII—XII.

## Einleitung.

Die vorliegende Arbeit behandelt die Topographie und den feineren Bau der Corpora allata der Insekten. Sie berücksichtigt in erster Linie ausgebildete Zustände, zieht aber auch da, wo es angängig war, Larven und Puppen und gelegentlich auch Embryonen in den Kreis der Betrachtungen. Von einer entwicklungsgeschichtlichen Fragestellung sieht sie dagegen gänzlich ab.

Die Bezeichnung Corpora allata wurde zuerst von Heymons in die Terminologie eingeführt, nachdem sie den für die gleichen Organe benutzten Namen Ganglia allata verdrängt hatte. Da diese Gebilde sowohl paarig als auch unpaar auftreten, kann auch von einem Corpus allatum gesprochen werden. In allen Fällen handelt es sich bei diesen »herbeigetragenen Körpern« um Organe, welche dem Umstande, daß der Ort ihrer Entstehung nicht mit ihrer definitiven Lage, zumeist im Kopfe, übereinstimmt, sie also nach ihrer Anlage sekundär an ihren endgültigen Lagerungsort wandern bzw. verschoben werden, ihren Namen verdanken. Die andre von Meinert eingeführte und von Forel und Janet wieder aufgenommene Bezeichnung Corpora incerta für die gleichen Gebilde soll in der vorliegenden Abhandlung nicht benutzt werden.

Meine Hauptaufgabe besteht darin, einmal alles das zusammenzutragen, was bisher über die Corpora allata bekannt ist, das andre Mal eigne Beobachtungen über die in Rede stehenden Organe in den verschiedensten Insektenordnungen anzustellen.

Die vorliegende Untersuchung wurde auf Anregung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Geheimrat Ehlers, unternommen. Ich schulde Herrn Geheimrat Ehlers hierfür, sowie für die stete Förde-

rung, die er meiner Arbeit angedeihen ließ, meinen größten Dank, den ich auch an dieser Stelle zum Ausdruck bringen möchte.

## Geschichtlicher Überblick über die Beobachtungen an den Corpora allata.

Zwei Erwägungen sind es, die mich bei der Aufstellung eines geschichtlichen Überblicks über die Beobachtungen an den Corpora allata geleitet haben. Einmal die Tatsache, daß die in Frage stehenden Gebilde zuerst von Heymons beschrieben worden sind, daher mit ihm erst eine Geschichte der Beobachtungen einsetzen kann. Natürlich schließt dies nicht aus, daß nicht schon frühere Autoren die Corpora allata unter anderm Namen beschrieben und abgebildet haben, diese daher ebenfalls in den Kreis der Betrachtungen gezogen werden müssen. Die andre Erwägung, von der ich ausgegangen bin, liegt darin gegeben, daß die Beobachtungen über die in Rede stehenden Gebilde aufs engste mit denen über das Schlundnervensystem der Insekten verknüpft sind, und ihre Entwicklungsgeschichte, die ebenfalls zuerst von Heymons eingehend untersucht worden ist, diesen veranlaßte, eine andre als die bisher übliche Einteilung des Schlundnervensystems aufzustellen. Es wird daher zweckmäßig sein, mit einem Gang durch die Geschichte der Beobachtungen an dem letztgenannten System zu beginnen.

Ein ausgezeichnetes Verdienst um die makroskopische Kenntnis des Schlundnervensystems der Insekten haben sich drei Männer erworben, nämlich Johannes Müller, I. F. Brandt und Hermann Burmeister, nachdem ihnen Swammerdam, Lyonet, Meckel, Cuvier, Marcel de Serres und Treviranus mit mehr gelegentlichen Beobachtungen über den gleichen Gegenstand vorausgegangen waren. Johannes Müller machte als erster das in Rede stehende Nervensystem zum Gegenstand einer eignen Abhandlung, geleitet von der Idee, »die durchgängige Analogie des Eingeweidenervensystems der Insekten mit dem Nervus sympathicus der Wirbeltiere zur Evidenz zu beweisen.«

Was die Nomenklatur anbetrifft, so führte er für dasselbe den Namen »Eingeweidenerven« ein, eine Bezeichnung, die I. F. Brandt enger faßte, indem er von »Mundmagennerven« sprach, analog der von Burmeister eingeführten Bezeichnung »Schlundnervensystem«. Die gleichen Bildungen sind auch mit folgenden Namen belegt worden, bzw. diesen gleichbedeutend: sympathisches Nervensystem, Système nerveux des organes vitaux und ganglions collatéraux ou accessoires du cervau (Straus-Durkheim), Nerves of involuntary function (New-

PORT), Système nerveux des appareils de la vie organique (BLANCHARD), Système stomatogastrique ou viscéral (MIALL und DENNY, MIALL u. HAMMOND, VIALLANES, PÉREANTONI, BUGNION, POLICE), Système nerveux du tube digestif stomodaeal und Ganglions sympathiques postcérébraux und Corpora incerta I (JANET), Système nerveux sympathique sus-intestinal (BORDAS), Système nerveux viscéral und Appareil aortique und Corpora allata (DE SINÉTY), Systema simpatico supraintestinale und Corpora allata (BERLESE). In der vorliegenden Untersuchung möge die auch durch die Entwicklungsgeschichte berechtigte Bezeichnung: »Schlundnervensystem«, sowie die von HEYMONS eingeführten Bezeichnungen für die einzelnen Ganglien, benutzt werden. Hinsichtlich der letzteren soll jedoch damit nicht zum Ausdruck gebracht werden, daß ich diese Bezeichnungen in allen Fällen als zutreffend kennzeichnen möchte.

Die Ergebnisse, zu denen die drei obigen Autoren gelangten, sind folgende. Unter den Schlundnerven der Insekten sind nach einer Definition BRANDTS zu verstehen: »diejenigen, ein Geflecht oder mehrere eigentümliche, von der Hauptnervenmasse zu unterscheidende Geflechte zusammensetzenden Nerven der Evertebraten, welche die Mundteile, die Speicheldrüsen, wenn sie vorhanden sind, die Speiseröhre, den Magen, ja selbst wohl die Leber, also Organe des reproduktiven Systems versorgen.« Während nun JOHANNES MÜLLER feststellte, daß das Schlundnervensystem der Insekten gewöhnlich einfach und unpaar sei, jedoch in seiner Abhandlung einmal Bestandteile des unpaaren, das andre Mal solche des paarigen Systems beschrieb, je nachdem ihm das eine oder andre wegen seiner geringeren Entwicklung entgangen war, gab erst I. F. BRANDT eine gute Gesamtübersicht über die Schlundnerven der Insekten, die er in zwei Systeme schied, nämlich ein mittleres unpaares und ein seitliches paariges System. Beide finden sich gleichzeitig und sind dadurch ausgezeichnet, daß sie, wie BRANDT angibt, »in einer gewissen Wechselbeziehung in Hinsicht auf ihre relative Entwicklung zueinander ständen, so daß das eine von ihnen vorwaltender entwickelt sei, während das andre zurückträte«. Beispiele für die stärkere Entwicklung des paarigen Systems sind *Gryllus* und *Gryllotalpa*, während die bis dahin untersuchten Coleopteren, Lepidopteren und Hymenopteren, sowie von den Orthopteren *Mantis*, *Phasma* und *Blatta* dem andern Typus angehören.

Das unpaare Schlundnervensystem der Insekten entspringt aus der Vorderfläche des Gehirns, unweit des inneren Randes der Fühlernerven mit zwei bogenförmig gegeneinander gekrümmten Ästen, die

sich im vordersten und obersten Teile des Kopfes zu einem meist dreieckigen Knötchen, dem Stirnknötchen = Ganglion frontale (Lyonet) vereinigen.

Aus den bogenförmigen Verbindungsästen, den paarigen Wurzeln des Stirnknotens, sowie aus diesem selbst gehen Nerven zu den oberen Mundteilen ab. Nach hinten setzt sich das Frontalganglion in den unter dem Gehirn durchgehenden, zwischen Rückengefäß und Speiseröhre verlaufenden Hauptnerven, den Nervus recurrens Swammerdams fort, der zahlreiche Verzweigungen an die Speiseröhre abgibt. In seinem weiteren Verlauf bildet derselbe, besonders bei stärkerer Entwicklung des paarigen Systems innerhalb des Kopfes ein zweites Knötchen, welches dem von Heymons beschriebenen Ganglion occipitale = Ganglion oesophagien (Janet und andrer) entspricht. Es tritt im Bereich der Speiseröhre an der Stelle auf, an welcher sich das vordere Knötchenpaar des paarigen Systems mit dem rücklaufenden Nerven verbindet. Entgegen Burmeisters Angabe, nach welcher der Nervus recurrens mit diesem Knoten endet, setzt sich derselbe als unpaarer oder paariger Strang, im letzteren Falle den Nervi splanchnici (Heymons) entsprechend, fort und verliert sich, zumeist stärker werdend, auf dem Magen, nachdem er kurz vor demselben ein bzw. zwei ansehnliche Magenknoten, Ganglium splanchnicum bzw. Ganglia splanchnica (Heymons) gebildet hat.

Das paarige Schlundnervensystem der Insekten, welches bei der vorliegenden Untersuchung im Vordergrunde des Interesses steht, setzt sich aus zwei Paaren zumeist hintereinander gelegener Knoten zusammen, die zu den Seiten der Speiseröhre hinter dem Gehirn und symmetrisch zum Nervus recurrens liegen. Das erste Paar fand schon Lyonet bei der Weidenraupe und bezeichnete es als »petits ganglions de la tête«, während das zweite Paar gleichzeitig von Straus-Durkheim bei *Melolontha vulgaris* als »deuxième paire de ganglions accessoires du cerveau« und von I. F. Brandt aufgefunden wurde, welch letzterer es zuerst als Bestandteil des Schlundnervensystems betrachtete. Auch Johannes Müller hat es beschrieben und abgebildet, jedoch als erstes Paar eines paarigen Systems, indem er das wirkliche erste verschmolzene Paar als ein unpaares »breites ausgeschweiftes« Ganglion auffaßte. Beide Knotenpaare stehen miteinander und mit dem Gehirn durch einen oder zwei Nervenfäden, sowie mit dem Nervus recurrens durch Querstämmchen in Verbindung, während Beziehungen zwischen dem letzteren und dem zweiten Ganglienpaar häufig fehlen können. An die Speiseröhre geben sie feine kurze Nervenfäden ab.

Das vordere Knotenpaar, Ganglia pharyngea (Heymons), welches zumeist dicht hinter dem Gehirn liegt, ist langgestreckt, erscheint bei *Gryllus* durch eine mittlere Einschnürung geteilt und übertrifft das hintere bedeutend an Größe. Häufig ist es nach der Mitte zu gerückt, so daß beide Knoten sich mehr oder weniger berühren und hierbei den Nervus recurrens und gegebenenfalls das Ganglion occipitale (Heymons) überdecken. Das zweite Paar, Corpora (Ganglia) allata (Heymons) = Corpora incerta (I) (Meinert und Janet) liegt zumeist mehr zu den Seiten der Speiseröhre und wird gebildet von zwei kleineren, meist rundlichen oder ovalen Knötchen, die sich denen des vorderen Paares so weit nähern können, daß sie damit verschmolzen erscheinen. Hervorgehoben sei noch die von I. F. Brandt gemachte Angabe über das paarige System von *Phasma*, nach welcher die vorderen Knoten ungleiche Länge besitzen und hinter jedem derselben sich »jedoch nicht parallel mit dem ihm entsprechenden der andern Seite« ein kleines rundliches Knötchen findet, eine asymmetrische Lagerung, auf die auch spätere Autoren bei den Phasmatiden hinweisen.

Über das Verhalten des Schlundnervensystems der Insekten während der Metamorphose geben noch I. F. Brandt und die ausgezeichneten Untersuchungen George Newports an *Sphinx ligustri* Aufschluß. Nach letzterem soll dasselbe keine Veränderungen erleiden, während ersterer jedoch fand, daß die Knötchen des paarigen Systems kleiner werden und weiter auseinander rücken.

Beachtenswert erscheint noch, daß nach E. Blanchard nicht nur der Darmtractus vom Schlundnervensystem innerviert wird, sondern auch das Rückengefäß und die Tracheenstämme des Kopfes, eine Beobachtung, die ihn zu einer Dreiteilung des betreffenden Systems führt, indem er unterscheidet: 1) der den Darmtractus innervierende unpaare Teil des Schlundnervensystems (Ganglion frontale und oesophagien und intestinal mit dem sie verbindenden Nervus recurrens), 2) das das Rückengefäß versorgende erste Ganglienpaar des paarigen Systems (Ganglions angéiens), 3) das an die Tracheenstämme Nerven abgebende zweite Paar des paarigen Systems (Ganglions trachéens).

Es sei ausdrücklich hervorgehoben, daß die hier geschilderten Verhältnisse nicht überall so eindeutig sind, sondern durch das Auftreten zahlreicher Plexusbildungen, die mit der Ausbildung kleiner ganglionöser Knotenpunkte Hand in Hand gehen, vielfach verwischt werden.

Die über Lage und Form des Schlundnervensystems der Insekten gemachten makroskopischen Beobachtungen der obigen Autoren

konnten durch spätere Forscher im wesentlichen ihre Bestätigung finden. Sie wurden erweitert durch Untersuchungen auf histologischem und entwicklungsgeschichtlichem Gebiete, denen ich mich jetzt unter besonderer Berücksichtigung der Angaben über das zweite Ganglienpaar des paarigen Systems zuwenden will.

Klassische Untersuchungen über den feineren Bau der Ganglien und Nerven lieferte zuerst Franz Leydig. Er sonderte in den Ganglien eine centrale Masse, für die er den Namen »Molecularmasse« oder »Punktsubstanz« einführte, von einer peripheren Rindenschicht, die sich aus größeren und kleineren Ganglienzellen, »Ganglienkugeln«, zusammensetzt. Nach seinen Beobachtungen kommt er zu einer Identifizierung des Vorhandenseins dieser Punktsubstanz und des spinalen Charakters des betreffenden Ganglions, während es eine besondere Eigenschaft sympathischer Ganglien ist, keine centrale Punktsubstanz zu besitzen. Von den Ganglien des Schlundnervensystems gehört das Ganglion frontale zur ersten Gruppe und steht damit im Gegensatz zu den Ganglien des paarigen Systems und dem von Leydig beobachteten Magenknoten, welche sich durch den Mangel einer Punktsubstanz auszeichnen und daher mit den sympathischen Ganglien übereinstimmen. Des weiteren bespricht er bei allen Insektenordnungen die Verhältnisse des Schlundnervensystems. Für die Lepidopteren gibt er an, daß die paarigen Ganglien manchmal zu einer länglichen Masse verschmolzen sind. Das paarige System von *Telephorus* setzt sich jederseits aus zwei Bestandteilen zusammen, von denen der vordere der größere ist, während sich bei *Meloë* das umgekehrte Verhältnis einstellt. Bei den Hymenopteren richtet er sein Augenmerk auf die von Meinert geschilderten, bei der Präparation des Darmtractus von *Formica rufa* am Anfang des Oesophagus sitzengebliebenen, zwei rundlichen Körper, »Corpora incerta«, die von großen Zellen gebildet werden und keinerlei Ausführungsgang oder anderweitige Verbindung mit den angrenzenden Teilen, also dem Darm erkennen lassen. Leydig tritt für ihre Zugehörigkeit zum paarigen Schlundnervensystem ein.

Auguste Forel hat das »Système pneumogastrique et sympathique« der Ameisen nicht untersucht, da die Präparation bei diesen kleinen Objekten zu viel Schwierigkeiten bietet. Gleichwohl wendet er sich in einem Nachtrag den Corpora incerta Meinerts zu, deren Natur ihm ebenso rätselhaft ist wie diesem, zumal ihre Zellen, wie er feststellt, ein anderes Aussehen zeigen als diejenigen der sie unmittelbar überdeckenden seitlichen Ganglien des Schlundnervensystems.

Die folgenden Autoren, welche das Schlundnervensystem ebenfalls

in den Kreis ihrer Untersuchungen gezogen haben, bieten für die vorliegenden Betrachtungen wenig Neues. Sie seien der Vollständigkeit wegen angeführt.

Die Beobachtung Leydigs, daß die Wurzeln des Ganglion frontale aus dem Gehirn nahe der Schlundcommissur entspringen, konnte von Newton dahin erweitert werden, daß dieselben aus dem vorderen Teil der Commissur selbst ihren Ursprung nehmen. Das paarige System setzt sich auch nach seinen Angaben aus einem vorderen Paar längicher, etwa spindelförmiger und einem hinteren ovaler Ganglien zusammen.

Eduard Brandt unterscheidet ein Ganglion frontale mit dem rücklaufenden Nerven, gelegentlich ein Ganglion ventriculare, sowie zwei Paar sympathischer Pharyngealganglien.

Michels gibt eine genaue Beschreibung des Schlundnervensystems von *Oryctes nasicornis* im Larven-, Puppen- und Käferzustande. Mit Leydig stimmt er darin überein, daß das zweite Ganglion des unpaaren, sowie diejenigen des paarigen Systems nur aus Ganglienzellen bestehen. Abweichend von den bisherigen Darstellungen gibt er an, daß die paarigen Bestandteile bei der Larve jederseits nur scheinbar von zwei ganglionären Anschwellungen gebildet werden, indem sie eine breite Brücke nebeneinander gelegener Ganglienzellen miteinander verbindet, und daß sie sich beim ausgebildeten Tier in der Tat nur in einem Ganglion darstellen. Merkwürdig ist allerdings die von ihm angegebene Form dieses Ganglions, indem dasselbe im Bereich der vorderen zwei Drittel seiner Länge 0,028 cm, im letzten Drittel, plötzlich anschwellend, 0,04 cm breit ist, so daß hier wohl, wie mir scheint, eine Verschmelzung des vorderen und hinteren Knotens vorliegt. Die Metamorphose hat eine Größenzunahme der betreffenden Ganglien herbeigeführt.

Im Gegensatz zu den bisherigen Befunden stehen scheinbar diejenigen Catties, nach denen das Schlundnervensystem von *Acherontia atropos* nur aus dem unpaaren Teil und zwar dem Ganglion frontale und Nervus recurrens besteht, während ein paariges System fehlt. Dies ist jedoch identisch mit den von ihm beschriebenen »lateralen Kopfganglien«, die er auch den »petits ganglions de la tête« des Lyonet gleichsetzt, und deren Aufgabe es ist, die Tracheen zu versorgen.

Eingehende histologische Untersuchungen über das in Rede stehende System haben Koestler und Hofer geliefert, von denen der erstere vornehmlich das unpaare System, der letztere das paarige berücksichtigt hat. Diese haben daher für die vorliegenden Betrachtungen

das größere Interesse, gleichwohl möchte ich mich zunächst den Ergebnissen Koestlers zuwenden.

Im Stirnganglion, als losgelöster Teil des Gehirns betrachtet, wird die centrale Punktsubstanz von den gleichsam in einem Stützapparat eingebetteten Ganglienzellen umgeben. Diese besitzen bei allen Ganglien des Schlundnervensystems eine Größe, wie sie im Gehirn nie erreicht wird, sind unipolar, zeigen eine concentrische Anordnung des Protoplasmas und einen Kern mit nur einem centralen großen Kernkörperchen. Das Ganglion occipitale (Heymons) gleicht in seinem Bau dem Stirnknoten, während die Ganglien des paarigen Systems jeglicher Punktsubstanz entbehren und durch eine Anhäufung mittelgroßer Ganglienzellen ausgezeichnet sind. Ihre Aufgabe ist es wahrscheinlich, die Speicheldrüsen zu innervieren.

Diese letztere Ansicht vertreten auch Miall und Denny bei der Beschreibung der Schlundnerven von *Periplaneta orientalis*. Bei ihrer Schilderung der makroskopischen Verhältnisse des in Rede stehenden Nervensystems sprechen sie dasselbe als eine besondere Modifikation des die Bauchganglienkette begleitenden medianen Nervens an.

Den Nachweis, daß die Ganglien des paarigen Systems, wenigstens diejenigen des im Vordergrunde des Interesses stehenden hinteren Paares von *Blatta* an der Innervation der Speicheldrüsen beteiligt sind, brachte dann Hofer. Er kommt in seinen Untersuchungen zu Ergebnissen, die in manchen Punkten von denen Koestlers abweichen, auf die hier aber nicht im einzelnen eingegangen werden kann. Bemerkenswert sind vor allem seine Angaben über den feineren Bau der Ganglien des paarigen Schlundnervensystems, die er durch gute Abbildungen unterstützt. Dasselbe wird von zwei Paar zwiebelförmiger Ganglien gebildet, deren Größe zu schwanken pflegt, und von denen das vordere zumeist das größere ist. Die Verbindungen, die hier auftreten, werden einerseits dargestellt durch einen jederseits beide hintereinander gelegene Ganglien verbindenden Nerven, der stets zu finden ist, anderseits durch eine breite Brücke zwischen dem vorderen Ganglienpaar und dem rücklaufenden Nerven, während zwischen dem letzteren und dem hinteren Paar in unregelmäßiger Anordnung auftretende Längs- und Queranastomosen eingeschaltet sind. Außerdem tritt das vordere Ganglienpaar noch mit dem Gehirn durch einen Nerven in Beziehung, der durch Abspaltung aus einem Fibrillenzug hervorgeht, welcher unter der peripheren Rindenschicht von Ganglienzellen des Gehirns verlaufend, Centralkörper und Gehirnstiel umkreist. Die parallele Lagerung dieser Fibrillen im Gehirn löst sich allmählich beim

Austritt aus demselben durch Einlagerung kleinerer Ganglienzellen auf, bis sie in den Ganglien selbst ein wirres Netzwerk bildet, in dessen Maschen, vornehmlich im oberen, aber auch im unteren Teil des Ganglions zahlreiche kleine Ganglienzellen eingebettet liegen. Dieselben gleichen in ihrer Größe und feineren Struktur, wie auch z. B. darin, daß sie größtenteils nur noch durch intensiv sich färbende Kerne vorgestellt werden, den zu Tausenden die Gehirnbecher erfüllenden kleinen Ganglienzellen. Ihr Protoplasma hat sich vielfach dem das Ganglion durchziehenden Netzwerk angelagert, ihre Kerne mit deutlicher Membran lassen ein Chromatin erkennen, welches in ein unregelmäßiges Gitterwerk angeordnet ist. Ein ähnliches Aussehen zeigt das zweite Ganglienpaar, indem hier in einem lockeren, äußerst feinen Maschenwerk kleine rundliche Ganglienzellen eingelagert sind, die jedoch dasselbe in seiner ganzen Ausdehnung gleichmäßig erfüllen. Ihr feinerer Bau stimmt mit dem des ersten Ganglienpaares überein. Ihre Aufgabe besteht darin, die Speicheldrüsen zu innervieren, und zwar teilen sie diese mit Nervenfäden, die vom Nervus recurrens und vom Unterschlundganglion ausgehen.

Bevor ich mich den nun folgenden entwicklungsgeschichtlichen Betrachtungen zuwende, möchte ich, um den Gedankengang dort nicht zu stören, hier einige Ergebnisse der Entwicklungsgeschichte vorwegnehmen.

Es war Viallanes, welcher in der Anlage des Gehirns, d. h. des Oberschlundganglions der Insekten drei frühzeitig auftretende Abschnitte feststellte, die er als Proto-, Deuto- und Tritocerebrum unterschied. Zu diesen Abschnitten tritt das Schlundnervensystem derart in Beziehung, daß die Wurzeln des Ganglion frontale sich mit dem Tritocerebrum vereinigen, während der die paarigen Schlundganglien mit dem Gehirn verbindende Nervus pharyngealis jederseits sich zu den entsprechenden deutocerebralen Loben begibt. Beim Embryo ist auch, im Gegensatz zum ausgebildeten Tier, das Ganglion frontale dem Tritocerebrum sehr genähert und mit ihm durch kurze voluminöse Wurzeln verbunden, die erst sekundär durch die Lageveränderung des Ganglions ihre langgestreckte Form annehmen.

Der Entwicklungsgeschichte des Schlundnervensystems der Insekten ist erst in letzter Zeit Beachtung geschenkt worden. Es war zuerst Heider, welcher an der Vorderwand der Vorderdarmeinsenkung, der späteren dorsalen Wand des Oesophagus von *Hydrophilus piceus* eine rinnenförmige Einstülpung feststellte, aus der sich in der Folge das Ganglion frontale und der von ihm ausgehende Nervus recurrens

entwickeln. Sie sind also selbständige Bildungen, die erst sekundär zum Gehirn in Beziehung treten. Diese Befunde Heiders fanden ihre Bestätigung durch Carrière, Graber, Viallanes und Wheeler, »ohne indessen irgend Neues hinzuzufügen«, wie Heymons angibt. Demgegenüber glaube ich feststellen zu müssen, daß die beiden letzten Autoren mit ihren Untersuchungen einen wesentlichen Fortschritt herbeiführten, indem es ihnen gelang, auch die Entwicklung der beiden hinteren, mit dem Ganglion frontale durch den Nervus recurrens verbundenen Ganglien, Ganglion occipitale und splanchnicum (Heymons) festzustellen. Sie beobachteten nämlich, daß sich an drei hintereinander gelegenen Punkten der medianen dorsalen Linie des Schlundes Einstülpungen bzw. Ectodermverdickungen einstellen, deren Zellen, sich vom mütterlichen Boden loslösend, den Charakter von Ganglienzellen annehmen und die oben bezeichneten Ganglien mit dem sie verbindenden Nerven liefern.

Das Verdienst von Heymons ist es nun, die Entwicklung des paarigen Systems der Schlundnerven erkannt zu haben und hierbei zu Ergebnissen gekommen zu sein, die ihn zu einer Neueinteilung des Schlundnervensystems der Insekten führten. Das Neue an seinen Untersuchungen ist die Feststellung, daß die mittlere der drei dorsalen Einstülpungen des Stomodaeums neben dem langgestreckten Ganglion occipitale stets noch die mit diesem in innigem Zusammenhang stehenden paarigen Ganglia pharyngea liefert, welche später lateralwärts rücken. Für *Forficula* gibt Heymons abweichend vom Obigen die Entwicklung des Ganglion occipitale aus der vordersten der drei Einstülpungen an, so daß also Ganglion frontale und occipitale bei dieser Form aus der gleichen Einstülpung hervorgehen, während die mittlere nur die Ganglia pharyngea liefert. Aus der am meisten proximal gelegenen Einstülpung entwickelt sich, wie schon oben festgestellt wurde, das Ganglium splanchnicum unpaar (*Periplaneta*, *Phyllodromia*, *Ectobia*), oder in paariger Ausbildung (*Gryllus*, *Gryllotalpa*), oder es treten nur zwei Nervenstämme auf, Nervi splanchnici, in deren Verlaufe kleinere ganglionöse Anschwellungen eingeschaltet sind (*Forficula*).

Während sich diese Bestandteile des Schlundnervensystems der Insekten von der dorsalen Wand des Stomodaeums aus entwickeln, finden gleichzeitig die als hintere paarige Ganglien beschriebenen Gebilde an einer ganz andern Stelle des Körpers ihren Ursprung. Es stellen sich nämlich bei *Forficula* und *Gryllus* an der Ventralfläche des Körpers im ersten Maxillensegment und zwar an dessen Basis gegen das Mandibularsegment ein Paar seitlich von der Medianebene, in

jeder Körperhälfte gelegener Einstülpungen ein, bzw. findet dort eine Einwucherung von Ectodermzellen in das Innere statt. Die sich loslösenden Zellen liefern zwei kleine kugelige, der Hypodermis unmittelbar angelagerte Körper. Dieselben werden durch die sich ausbildenden hinteren Tentoriumsanlagen, welche sich zwischen diese und die Hypodermis einschieben, passiv auf die dorsale Seite des Körpers verlagert, bis sie sich den Wandungen der Cölomsäckchen des Antennensegmentes anheften. Hierdurch gelangen sie in die Nachbarschaft der beiden, bei ihrer lateralen Verlagerung ebenfalls hierher gekommenen Ganglia pharyngea. Wie aus den sich später vereinigenden Cölomsäckchen die Aorta, bzw. ihre Fortsetzung nach vorn hervorgeht, so kommen die in Frage stehenden Gebilde an die ventrale Wandung der Aorta und damit dorsal vom Schlunde zu liegen.

Später gelang es Heymons, den gleichen Entwicklungsgang der entsprechenden Gebilde bei *Bacillus rossii* festzustellen, und damit seine bei den Orthopteren und Dermapteren gemachten Beobachtungen zu bestätigen. Auch Bürger hat die gleiche Entwicklung bei *Chalicodoma muraria* gefunden, allerdings läßt seine Darstellung jeden belegenden Text oder irgend eine diesbezügliche Abbildung vermissen.

Wegen ihrer vom Orte der Entstehung der übrigen Schlundganglien abweichenden Herkunft und ihrer passiven Lageveränderung, die ihren Abschluß in einer dorsalen Lage am Schlunde findet, sind diese Gebilde von Heymons mit dem Namen »Ganglia allata« belegt worden. Da dieselben, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, in ihrem histologischen Bau von den übrigen Schlundganglien abweichen, hat Heymons diese Bezeichnung durch die indifferentere »Corpora allata« ersetzt. Es sind also somit die Corpora allata zu definieren als Gebilde, die an der Ventralfläche an der Maxillenbasis in Form zweier Einstülpungen ihren Ursprung nehmen, die später dorsalwärts rücken bzw. verschoben werden und sich schließlich der Aorta und damit dem Schlunde anlegen.

Über das weitere Verhalten dieser Gebilde bei den Orthopteren und Dermapteren teilt Heymons, leider ohne Abbildungen zu geben, ein Mangel, den auch Police empfindet, folgendes mit. Sie treten einmal zu den Seiten der Speiseröhre, getrennt voneinander und dann zumeist etwas entfernt von den Ganglia pharyngea auf (*Gryllus, Gryllotalpa*), das andre Mal sind sie in der medianen dorsalen Linie zu einer Masse verschmolzen (*Forficula*). Sie unterscheiden sich nicht nur zur Embryonalzeit, sondern auch noch bei der Larve und dem ausge-

bildeten Tiere von den übrigen Ganglienzellen durch die Größe und helle Färbung ihrer Zellen mit hellglänzenden Kernen. Diese abweichende Ausbildung zeigen jedoch die Corpora allata der Blattiden nicht, deren Bau ja schon Hofer als den »der hinteren paarigen Eingeweideganglien« eingehend beschrieb. Heymons findet für die abweichende Entstehungsweise der Corpora allata keine genügende Erklärung. Sie könnte möglicherweise darin zu suchen sein, daß dieselben die Speicheldrüsen innervieren und daher wie diese selbst erst sekundär zum Schlunde in Beziehung treten.

Das Schlundnervensystem von Orthopteren und einigen Coleopteren hat M. Pawlowa in einer durch zahlreiche Abbildungen ausgezeichneten Untersuchung dargestellt, deren Ergebnisse, sich vorwiegend auf den unpaaren Abschnitt des in Rede stehenden Systems beziehend, mir nur in Auszügen zur Verfügung standen und hier kurz Erwähnung finden mögen. Pawlowa stellt bezüglich des unpaaren Systems zwei Typen auf, von denen der eine durch einen langen Abschnitt des Nervus recurrens zwischen dem Ganglion frontale und occipitale (dieses liegt daher außerhalb des Kopfes), und kurze paarige Commissuren zwischen letzterem und den Magenknoten ausgezeichnet ist, (*Periplaneta*, *Phasma*, *Dytiscus*), während beim zweiten Typus die unpaare Verbindung kurz ist (das Occipitalganglion liegt hier im Kopfe), und lange Nervi splanchnici auftreten (*Locusta*, *Forficula*, *Melolontha*). Das paarige System mit seinen zwei Paar hinter dem Gehirn gelegener Ganglien ist stets auf den Kopfabschnitt beschränkt. Das vordere Paar zeigt innige Beziehungen zur Aortenwandung, der es mit seiner Hülle angewachsen ist, so daß das eine nicht ohne Verletzung des andern isoliert werden kann. Das hintere Paar des Schlundnervensystems = Corpora allata wird von Pawlowa nach wie vor als echtes Ganglienpaar aufgefaßt.

Bei *Lepisma saccharina* stellt Heymons ebenfalls das Vorhandensein des Schlundnervensystems fest, dargestellt durch das Frontalganglion, sowie »einige Schlundganglien«, die ihre Entwicklung vom Vorderdarm aus nehmen.

Eine eingehende Untersuchung hat Heymons den den Corpora allata homologen bläschenförmigen Organen von *Bacillus rossii* gewidmet. Dieselben können auf Grund ihres histologischen Baues nicht als Ganglien angesprochen werden, ähneln vielmehr, wenn auch nur bei oberflächlicher Betrachtung den Otolithenblasen niederer Tiere.

Unter der dorsalen Decke des Kopfes sind sie schon bei Lupenvergrößerung als kleine, auf dem Oesophagus gelegene, ellipsoide Körper von 0,3—0,4 mm Länge zu erkennen. Benachbart von ihnen befinden

sich Tracheenstämme und Kaumuskeln. Ihre asymmetrische Lage zeigt sich darin, daß das eine von ihnen, und zwar zumeist das rechte Bläschen etwas weiter vorn liegt als dasjenige der andern Körperseite. Einen Grund hierfür glaubt Heymons in der langgestreckten Körperform dieses Tieres zu sehen. Die beiden Blasen stehen mit den Ganglia pharyngea durch je einen Nerven, Nervus pharyngealis in Verbindung, der aber in der dargebotenen Figur nur auf der einen Körperseite zwischen den voneinander getrennten Ganglion pharyngeum und Blasenkörper sichtbar ist, während diese auf der andern Seite unmittelbar hintereinander liegen. Dieser Nerv tritt stets an eine der Schmalseiten des Organes heran und zeigt an der Berührungsstelle eine Ausbreitung, sowie das Auftreten einzelner Fibrillenzüge auf der Längsseite des Blasenkörpers. Über dasselbe setzt er sich als feiner Faden fort, der sich bald in dem umgebenden Fettkörper verliert.

Die Entwicklungsgeschichte dieses Organs, welche dasselbe zu einem Homologon der Corpora allata gemacht hat, zeigt die Eigentümlichkeit, daß die sich vom Ectoderm der Grenze des Maxillen- und Mandibelsegmentes loslösenden, soliden Körper ein Auseinanderweichen ihrer Zellen in centrifugaler Richtung zeigen. Hierdurch bekommen sie die Form eines Bläschens mit einem kleinen Hohlraum, der offenbar mit einer serösen Flüssigkeit erfüllt ist, indem Färbungen wie Eosin ein feines Gerinnsel darin erkennen lassen. Ebenfalls schon sehr frühzeitig zeigen sie eine Beziehung zu Mesodermteilen des Mandibelsegmentes, die sich darin äußert, daß die letzteren, denen sie angelagert sind, durch Auswachsen in dorsaler Richtung die beiden Blasenkörper in die Nachbarschaft der Tentoriumsanlagen schieben und sie schließlich an ihrem definitiven Lagerungsort am Schlunde mit einer feinen Hülle umgeben.

Was den histologischen Bau dieser Blasenkörper anbetrifft, so machte Heymons folgende Beobachtungen. Während sich zur Embryonalzeit das Bläschen als ein Gebilde darstellt, welches sich aus einer einfachen Schicht cubischer Zellen ohne deutliche Zellgrenzen zusammensetzt, deren Kerne in den basalen, d. h. den nach außen gerichteten Teilen der Zellen gelegen sind, erscheint vor Abschluß der Embryonalzeit in denselben »ein kleines, kompaktes, rundliches Gebilde, welches aus Chitin oder doch aus einer diesem offenbar sehr nahe stehenden Substanz besteht«. Heymons gibt als Beleg hierfür an, daß »die betreffenden Hartgebilde durch Kali causticum nicht angegriffen, durch Chlorwasserstoffsäure nicht aufgelöst werden, während sie beim Glühen bis zur Unkenntlichkeit schrumpfen.« Diese

Bildung vollzieht sich also zu einer Zeit, während welcher das Insekt das erste Chitinkleid bekommt. Larven zwischen der ersten und zweiten Häutung zeigen insofern eine Weiterbildung, als die in den größer gewordenen Bläschen eben beschriebene »Binnenkugel« von einer dünnen Chitinkapsel umgeben wird, derart, daß die erstere den von der als »Chitinlamelle I« bezeichneten Kapsel gebildeten Raum nicht vollständig einnimmt, so daß der noch freibleibende Teil beim lebenden Tier wohl mit einer Flüssigkeit erfüllt ist. Solcher Chitinlamellen konnte Heymons entsprechend den Larvenstadien verschiedenen Alters bis zum Imago von eins bis fünf an Zahl feststellen, welche in concentrischer Anordnung die jeweilig ältere umgeben. Es zeigen sich hier allerdings Unregelmäßigkeiten insofern, als die Chitinlamellen eins bis drei unmittelbar aufeinander liegen, während die vierte Lamelle sowohl außen wie innen von einem Hohlraum umgeben wird. Es ist nach Heymons offenbar, daß die Binnenkugel der ersten, embryonalen Cuticula, die Chitinlamellen eins bis vier, hier bleibend, den bei den Häutungen verloren gehenden, larvalen Chitinkleidern und schließlich die fünfte Lamelle der imaginalen Cuticula entspricht. Beim ausgebildeten Tier zeigt das Bläschen durch zwei im vorderen Drittel auftretende, einander gegenüber liegende Einbuchtungen eine von einer Ellipse abweichende Form, so daß »der Innenraum des Bläschens in zwei ungleich große Abteilungen zerlegt wird und die Binnenkugel samt den älteren Chitinlamellen stets eine excentrische Lage bekommen.« Die Blase selbst ist von einer sich aus wenigen, stark abgeplatteten Mesodermzellen zusammensetzenden Hülle umgeben. Ihre Wandung von fast gleichmäßiger Dicke wird von einer Schicht cylindrischer Zellen mit basal gelegenen, ovalen Kernen gebildet, die ein Chromatingerüst und ein Kernkörperchen erkennen lassen. Eine Membrana propria ist an der Basis der Zellen vorhanden, ihr nach innen gewandter Teil erscheint vakuolisiert. Die wohl auf leichter Schrumpfung beruhende Erscheinung, daß kleinere Plasmafortsätze in das Innere der Blase ragen, kann nach Heymons keineswegs dahin gedeutet werden, daß hier Sinnesfortsätze auftreten.

Obwohl die bläschenförmigen Organe von *Bacillus rossii* in ihrem histologischen Bau vollkommen von dem der übrigen als Corpora allata bezeichneten Gebilde abweichen, müssen sie doch diesen und damit auch den hinteren paarigen Schlundganglien, für die bei diesen Formen ein andres Äquivalent nicht vorhanden ist, homolog gesetzt werden.

Außer bei den bisher betrachteten Insektenordnungen konnte

Heymons noch bei den Rhynchoten (*Nepa cinerea* und *Notonecta glauca*) die Entwicklung der Corpora allata beobachten und feststellen, daß ihre Zellen in ihrem ganzen Habitus erheblich von Ganglienzellen abweichen, eine Erscheinung, welche die durch ihre bläschenförmigen Kerne ausgezeichneten Zellen der Corpora allata der übrigen Formen dagegen weniger aufweisen. Allen aber ist gemein, daß ihnen im Gegensatz zu den übrigen Schlundganglien eine Punktsubstanz fehlt. Auch für die Lepidopteren (*Lasiocampa fasciatella*) hat Heymons nach Präparaten von Dr. Schwartze die gleichen Verhältnisse hinsichtlich der Corpora allata wahrscheinlich gemacht, auch hier wieder, ohne Abbildungen zu liefern.

Bei Beantwortung der Frage nach der Funktion und morphologischen Bedeutung der Corpora allata kann Heymons nichts Bestimmtes angeben. Sie können nicht als statische Apparate aufgefaßt werden, da Sinneshaare im Innern fehlen. Auch Exstirpation derselben bringt keine Störung des Gleichgewichts oder abnormale Bewegungen hervor. Ebenfalls kann es sich nicht um Drüsen handeln, da sowohl ein Ausführungsgang fehlt, als auch irgend welche Ausscheidungsprodukte in den Zellen nicht zu beobachten sind. Die bläschenförmigen Körper sind möglicherweise als die ursprünglicheren, vielleicht von peripheren Organen unbekannter Natur abzuleitenden Zustände anzusprechen, die sich dauernd bei den außerdem noch durch primitive Charaktere auszeichnenden Phasmatiden erhalten haben, während sie sich bei andern Formen, wie z. B. *Forficula* nur noch vorübergehend als bläschenförmige Einstülpung finden und sich bei den übrigen in solide Gebilde umgewandelt haben.

Packard hat das Schlundnervensystem von *Melanoplus femur rubrum* dargestellt. Er betrachtet die in Rede stehenden Gebilde als ein hinteres Ganglienpaar des paarigen Systems, ohne indessen irgend wie auf Einzelheiten einzugehen. Seinen Abbildungen ist zu entnehmen, daß die vorderen paarigen Ganglien verschmolzen sind und an Größe bedeutend von den rundlichen, seitlich comprimierten, hinteren Ganglien übertroffen werden.

Die Corpora allata der Embryonen, Larven und Puppen von *Chalicodoma muraria* hat Bürger in einer von Carrière begonnenen Abhandlung einer Untersuchung unterzogen, während ihm ausgebildete Formen nicht zur Verfügung standen. Die in Rede stehenden Gebilde liegen auch hier seitlich, aber etwas entfernt vom Schlunde dicht unter (muß, wie auch aus den Figuren ersichtlich ist, »über« heißen) dem Tentorium. Sie beginnen vor den Ganglia pharyngea

als starke elliptische Anschwellungen, besitzen bei den Embryonen eine auffallende Größe und unterscheiden sich von den übrigen Ganglien durch den gänzlichen Mangel an Nervenfasern = Punktsubstanz. Bei der Larve zeigen sie sich deutlich umgrenzt und von regelmäßiger, rundlicher Gestalt, die sich bei der Puppe etwas verliert. Was ihren feineren Bau anbetrifft, auf den ich später an der Hand der dargebotenen Abbildungen näher eingehen werde, so findet er polyedrische, sich gegenseitig stark abplattende Zellen, deren äußerst große Kerne ein bröckliches Chromatin besitzen und sich sehr von denen der übrigen Ganglienzellen unterscheiden. Die Ergebnisse, zu denen Bürger kommt, sind folgende:

»1) Die 'Ganglia allata' verändern ihre Lage in Zukunft nur sehr wenig, indem sie noch etwas weiter nach vorne rücken und im Puppenstadium der Commissur innig anliegen, die von den nach vorne ziehenden Tracheenstämmen dicht hinter dem Gehirn gebildet wird.

2) Sie stehen in gar keinem Zusammenhange mit den übrigen Teilen des Eingeweidenervensystems. Nach einer solchen Verbindung der 'Ganglia allata' habe ich übrigens auch bei den Embryonen vergebens gesucht.

3) Die 'Ganglia allata' nehmen an Umfang noch etwas zu, was aber nicht in einer Vermehrung, sondern in einer Vergrößerung ihrer Zellelemente seinen Grund hat.

4) Es werden keine Nervenfasern gebildet.«

Bei der Deutung der Corpora allata kommt Bürger zu dem Schluß, daß sie keine Ganglien sind, daß ihre Bedeutung ihm aber durchaus fraglich ist.

In seiner ersten Abhandlung, welche sich mit den Corpora allata der Ameisen beschäftigt, gibt Janet eine ähnliche Darstellung wie Meinert. Er zeichnet am Darmtractus von *Formica rufa* ohne Zusammenhang mit dem Gehirn ein Paar länglicher, zu den Seiten der Speiseröhre gelegener Körper = einem ersten Ganglienpaar des système sympathique und ein Paar runder, mehr seitlich gelegener Körper, die von der vorderen Partie der ersteren zum Teil überdeckt werden = einem zweiten Ganglienpaar des système sympathique (= Corpora incerta Meinert).

Des weiteren bestimmt er in einer speziellen Arbeit über die Corpora allata von *Myrmica rubra* die Topographie dieser Gebilde. Er gibt in einer Reihe von Abbildungen ein gutes Gesamtbild ihrer Lage. Am besten orientieren die Transversalschnitte. Man sieht dort den hinteren Teil des Tentoriums, das von den beiden vom Integument ausgehenden

Ästen und dem diese verbindenden Querriegel gebildet wird. Oberhalb desselben befindet sich der Oesophagus, überdeckt von den vom hinteren Teil des Gehirns kommenden postcerebralen sympathischen Ganglien. Die Lage der Corpora allata zu diesen Teilen ist derart, daß sie hinter dem Gehirn liegen, diesem aber mehr genähert sind als die sich in der Medianebene berührenden postcerebralen sympathischen Ganglien. Von der unteren und äußeren Partie der letzteren werden die Corpora allata zum Teil überdeckt. Den Oesophagus flankieren sie zu beiden Seiten, zugleich dicht oberhalb des Querriegels des Tentoriums und zwar seines vorderen Vorsprungs gelegen. Zu den Seiten der Corpora allata und über denselben ziehen zwei Tracheenstämme hin.

Über den Bau der Corpora allata macht Janet keine Angaben. Mehr zufällig weist er auf die einmal von ihm gemachte Beobachtung hin, daß die feine mesodermale Basalmembran, welche das ectodermale Epithel der dem einen Corpus allatum benachbarten Trachee bedeckt, dasselbe ebenfalls umhüllt. Seinen mehr schematisch gehaltenen Figuren ist nur wenig zu entnehmen. Auffallend sind immerhin in den Corpora allata, welche eine Verbindung mit den postcerebralen sympathischen Ganglien oder andern Nervencentren nicht erkennen lassen, die unverhältnismäßig großen Kerne mit einem in Pünktchen aufgelösten Chromatin. Janet beobachtete die Corpora allata außer bei den Ameisen noch bei *Vespa germanica* und *Apis mellifica* und glaubt ihr Vorhandensein auch bei allen andern Insekten annehmen zu müssen.

Die morphologische Deutung, welche Janet den Corpora allata zu geben sucht, geht von Gesichtspunkten aus, welche an das diesen Gebilden benachbarte Tentorium anknüpfen. Wie dasselbe aus einer Vereinigung von Aussackungen zweier Paar Einstülpungen hervorgeht, welche als vordere Tentoriumsanlage sich unterhalb der Basis der Antennen und als hintere sich vor der des Labiums einstellen und hierin wie in ihrer Lage zum Nervensystem mit den drei Furcen des Thorax übereinstimmen, so glaubt Janet aus Verhältnissen der Muskelinsertion am Tentorium annehmen zu müssen, daß die obere Tentoriumsanlage den drei verschmolzenen Furcen der drei ersten Kopfsegmente, die hintere derjenigen des Maxillensegmentes entspricht, während dazwischen eine Mandibularfurca fehlt, wie denn eben das Tentorium den zum Mandibelsegment gehörigen Muskeln keinen Ansatzpunkt bietet. Janet stellt es als möglich hin, daß diese fehlende Mandibularfurca durch die Corpora allata vorgestellt wird, eine Auffassung, welche nach ihm durch die Übereinstimmung in Art und Ort der Entstehung beider gestützt wird. Wie die Maxillarfurca hätte sie ihre

Verbindung mit der Hypodermis verloren, und wäre, da sie keine Muskelinsertion lieferte, nicht mit den benachbarten Furcen verschmolzen. Von diesem Gesichtspunkte aus erscheint Janet auch das Chitinausscheidungsvermögen der Corpora allata von *Bacillus rossii* verständlich.

Immerhin ist ihm ihr konstantes Auftreten bei allen Insekten in so bestimmten Formen nur erklärlich, wenn sie noch irgend eine andre Funktion zu erfüllen haben. Diese glaubt Janet darin zu sehen, daß sie Bildungszellen für die Tracheen des Mandibelsegmentes liefern. Obwohl das eine Mal die von Graber beobachtete Erscheinung, daß die Tracheen des Kopfes und Prothorax durch Auswachsen der metathoracalen Tracheenanlagen entstehen, gegen ihn zu sprechen scheint, das andre Mal er selbst bei der Prüfung der am Kopfe auftretenden Einstülpungen keine gefunden hat, die er als Stigmeneinstülpung ansprechen konnte, so hält er dennoch daran fest, daß vielleicht infolge der mannigfachen Umwandlungen und Verschmelzungen im Bereich des Kopfes eine zur Bildung der Tracheen des betreffenden Segmentes bestimmte Fläche des Integuments mit in das Bereich der sich ausbreitenden Tentoriumsanlagen und der Corpora allata gezogen worden ist, diese daher Bildner der Tracheenrudimente des Kopfes geworden sind. Für diese Auffassung führt er einmal ihre unmittelbare Nachbarschaft zu den Tracheen, das andre Mal eine eigenartige, von Bürger abgebildete Lagebeziehung zwischen beiden ins Feld. Ebenso glaubt er die von ihm beschriebenen Corpora incerta II im Prothorax als entsprechende Bildner für die Tracheen des Lippen- und Prothoracalsegmentes in Anspruch nehmen zu dürfen.

Das stomatogastrische Nervensystem der Larve von *Chironomus* beschreiben Miall und Hammond. Außer dem Frontalganglion und dem Nervus recurrens, welcher sich unter dem Gehirn in zwei Äste gabelnd, in paarige Ganglien eintritt, findet sich an jeder Seite der Aorta je ein kleines Ganglion, »ganglia of dorsal vessel«, welche den von Miall und Shelford dargestellten paarigen Ganglien bei der *Phalacrocera*-Larve entsprechen. Sie lassen jedoch nicht wie bei der letzteren eine deutliche Verbindung mit dem Gehirn erkennen. N. Holmgren setzt sie den von ihm beschriebenen Corpora allata gleich.

Erwähnung möge eine Arbeit von L. Bordas finden, in welcher derselbe das Schlundnervensystem zahlreicher Orthopteren untersucht hat. Seine nur makroskopischen Beobachtungen bieten wenig Neues und sind etwa den Arbeiten von I. F. Brandt gleichzusetzen. Die hier interessierenden Gebilde bezeichnet er als »ganglions latéro-oesophagiens postérieurs«. Sie sind zumeist voluminös, von kugelförmiger

Gestalt, selten abgeplattet und länglich (*Gryllotalpa*), und stehen mit dem vorderen, meist kleineren Ganglienpaar in wenigen Fällen (*Caloptenus italicus*) auch mit dem Occipitalganglion = Ganglion oesophagien ou hypocérébral (Bordas) durch Fäden in Verbindung.

Von dem paarigen System gehen zahlreiche Nervenfäden ab, welche unter Plexusbildungen sich an der vorderen Wand des Kropfes, am Oesophagus, an den Speicheldrüsen mit ihren Ausführungsgängen, an Tracheenstämmen und dem vorderen Ende der Aorta ausbreiten. Die nervöse Natur der ganglions latéro-oesophagiens postérieurs ist ihm Voraussetzung. Daß dieselbe von andern Forschern angezweifelt wird, erwähnt er nur in einer Anmerkung.

In seiner ersten Arbeit hat U. Pierantoni die grobe Anatomie des Schlundnervensystems der Saltatorien *Pachytylus cinerescens* und *Epacromia thalassina* zum Gegenstand einer Untersuchung gemacht, in welcher er teils Beobachtungen früherer Autoren bestätigt, teils zu abweichenden Resultaten kommt. Er teilt das in Rede stehende System in den aus Frontal- und Kropfganglion = Occipitalganglion (Heymons) bestehenden unpaaren und den sich aus drei Paaren zusammensetzenden paarigen Teil ein, indem er dem letzteren die paarig oder unpaar auftretenden Magenganglien zurechnet. Hinsichtlich der von ihm daher als »mittleres Paar der paarigen Ganglien« bezeichneten Gebilde, die den Corpora allata homolog zu setzen sind, weist er die Auffassung von Blanchard zurück, daß sie das Tracheensystem innervieren. Aus einer bloßen Contiguität von Nerv und Trachee folgt noch keine Innervation. Seinen eignen Beobachtungen nach liegen diese kugelförmigen Körper an den Seiten des Kropfes, stehen den übrigen Schlundganglien an Größe nach und senden drei äußerst feine Nervenzweige ab, von denen der eine am Prothoracalganglion endigt, der andre sich an der auf den Kropf folgenden Oesophagealwand ausbreitet, während der letzte, in Einklang mit Hofers Beobachtungen, die Innervation der Speicheldrüsen übernimmt. Die nervöse Natur dieser Gebilde stellt Pierantoni hiernach nicht in Frage.

Diese Beobachtungen wurden im folgenden Jahre von ihm durch mikroskopische Untersuchungen über die feinere Anatomie dieses Systems ergänzt. Eine Vergleichung der Bestandteile des Schlundnervensystems mit denen des Gehirns und der Bauchganglienkette läßt ihn feststellen, daß die diese Bildungen zusammensetzenden Elemente, nämlich große plasmareiche Ganglienzellen mit großem Kern und einigen Kernkörperchen, kleineren Ganglienzellen mit sehr spärlichem Plasma und großem runden Kern, Punktsubstanz und Nerven-

fibrillen, sich bei allen wiederfinden, nur daß sich in ihrer Verteilung Abweichungen einstellen. Eine besondere Stellung nehmen hier die mittleren paarigen Ganglien = den in Rede stehenden Gebilden ein. Während alle übrigen Ganglien eine Sonderung in einen Ganglienzellen enthaltenden und einen von Punktsubstanz eingenommenen Bezirk zulassen, läßt sich letztere in ihnen nicht feststellen. Da hier auch die großen Ganglienzellen fehlen, so wird das ganze Gebilde gleichmäßig von den die kleinen Ganglienzellen repräsentierenden, runden Kernen zusammengesetzt, denen sich gelegentlich längliche Kernformen, vornehmlich an der Peripherie zugesellen. Pierantoni ist dennoch von ihrer Zugehörigkeit zum Schlundnervensystem überzeugt und glaubt Heymons' Ansicht nicht beistimmen zu dürfen. Ich will nur noch hinzufügen, daß es sehr wünschenswert gewesen wäre, wenn Pierantoni die bei seiner makroskopischen Präparation beobachteten, von den mittleren paarigen Ganglien ausgehenden drei Nervenfäden auf Schnitten nachgewiesen hätte. Seine dargebotene Figur läßt nichts diesbezügliches erkennen.

Mit einer neuen Auffassung über die paarigen Bestandteile des Schlundnervensystems, die sich vorwiegend auf seine Untersuchungen an den Phasmatiden stützt, tritt R. de Sinéty hervor. Nach ihm können nicht nur die Corpora allata, sondern auch die vor ihnen liegenden Pharyngealganglien nicht als wahre Ganglien aufgefaßt werden. Die letzteren, für die er den Namen »appareil aortique« einführt, stellen vielmehr einen »appareil de soutien pour le vaisseau dorsal et de réception pour les nerfs, qui lui sont destinés« dar. Für diese Ansicht führt er ins Feld, daß sie, wie es schon Pawlowa zur Darstellung gebracht hat, der Aortenwandung so innig anliegen, wie es Ganglien gegenüber einem von ihnen zu innervierenden Organ nicht zu tun pflegen. Den in denselben vorhandenen Tracheen gibt er die Bedeutung von Stützen für den Apparat, indem sie die Befestigung desselben an den Körperwandungen herstellen. Des weiteren sprechen nach ihm Differenzen, die sich beim Vergleich der Pharyngealganglien mit echten Ganglien, wie denen des unpaaren Teiles des Schlundnervensystems und der Bauchkette einstellen, für seine Deutung:

A. In histologischer Beziehung:

Ganglien: Neurilemmatische Hülle mit vielen kleinen platten Kernen;

appareil aortique: Fehlen einer solchen;

Ganglien: Auftreten großer voluminöser Kerne;

appareil aortique: Teilweise unregelmäßige Kernformen.

B. In bezug auf die histochemische Elektivität:
Ganglien: Ungenügend ausgewaschene Hg-Fixation hinterläßt Körnelungen im Gewebe;
appareil aortique: Nichts;
Ganglien: Normales Verhalten gegenüber Farbstoffen;
appareil aortique: Große Aufnahmefähigkeit für Farbstoffe.
Verschiedenes Verhalten beider bei Färbungen post mortem und intra vitam.

C. In Hinsicht auf die Beziehungen zwischen Ganglion und Nerv:
Ganglien: Der Nerv eine einfache Fortsetzung des Ganglions;
appareil aortique: Eintritt des Nerven nach längerem Verlauf neben dem appareil aortique von der Ventralseite.

Neben der stützenden Funktion gibt DE SINÉTY diesen Gebilden diejenige eines Zwischengliedes »intermédiaire« zwischen den kräftigen, vom Gehirn in sie eintretenden Nerven und den aus demselben wieder austretenden, die contractilen Fasern der Aorta innervierenden Elementen, derart, daß hier möglicherweise Strukturveränderungen auftreten sollen. Allein er steht hier, wie er selbst zugibt, auf rein hypothetischem Boden.

Über die Corpora allata berichtet er wenig. Die Deutung, die JANET denselben zu geben sucht, erscheint ihm indiscutabel. Die Untersuchungen von HEYMONS bezüglich des feineren Baues des Corpus allatum von *Bacillus rossii* vermag er zu bestätigen. Nur ist es ihm, auch bei Anwendung guter Chitinfarbstoffe nicht gelungen, eine Chitinmembran bzw. die merkwürdigen Chitinlamellen dieses Organs aufzufinden. In der Erklärung seiner Abbildungen gibt er allerdings an, daß die innere Membran an verschiedenen Punkten etwas chitinisiert erscheine.

Die Corpora allata von *Melophagus ovinus* in frühen Stadien der Entwicklung hat H. S. PRATT studiert. Er bezeichnet sie als »Ganglia allata«. Obwohl es ihm nicht gelungen ist, ihren Ursprung vom Ectoderm nachzuweisen, hält er denselben für sehr wahrscheinlich und zwar von der lateralen Körperwand aus. In den ersten Stadien ihrer Beobachtung stellen sich diese Gebilde als ansehnliche, kugelförmige Körper dar, die zu beiden Seiten vom Stomodaeum liegen. Im Laufe der weiteren Entwicklung begeben sie sich dicht unter die dorsale Körperwand, derart, daß ihre vorderen Teile in der Medianebene miteinander verschmelzen, die hinteren paarigen sich hinter die paarigen dorsalen Imaginalscheiben des Kopfes legen. Die unpaare Partie erstreckt sich weit nach vorn bis zur Muskulatur der saugenden Zunge,

wird von Pratt als medianer Nerv bezeichnet, der letztere mit den Ganglia allata verbinden soll. Neuroblasten lassen sich entgegen ihrem Auftreten in den Anlagen des Gehirns und Bauchmarks in den Ganglia allata und dem medianen Nerven nicht feststellen.

Mit seiner Angabe eines von den Corpora allata nach vorn sich erstreckenden und aus ihrer teilweisen Verschmelzung entstehenden, medianen Nerven steht Pratt allein da. Ich bin geneigt, denselben als Nervus recurrens anzusehen, zumal Pratt eine leichte Einstülpung der dorsalen stomodaealen Wand für die Anlage des Frontalganglions hält, von der er sagt, daß sie bald verschwindet, ohne eine Spur in der späteren Geschichte des Tieres zu hinterlassen. Es ist kaum anzunehmen, daß der unpaare Teil des Schlundnervensystems bei dieser Form fehlen sollte. Auch die dargebotenen Abbildungen zeigen, daß zwischen dieser medianen Fortsetzung und den Corpora allata bedeutende Unterschiede hinsichtlich ihrer zelligen Zusammensetzung bestehen.

Bezüglich der Corpora allata ist ihnen ferner zu entnehmen, daß dieselben von bedeutenden Dimensionen sind, hinter und über dem Gehirn und den dorsalen Imaginalscheiben und damit weit vom Oesophagus entfernt liegen, und durch große rundliche Zellen, die diejenigen des Gehirns an Größe übertreffen, ausgezeichnet sind. Zwischen ihnen verläuft das Rückengefäß, während zu den Seiten je eine Trachee, zum Teil in unmittelbarer Nachbarschaft vorüberzieht.

Das »Darmnervensystem« der *Chironomus*-Larve besteht nach N. Holmgren in Übereinstimmung mit den Beobachtungen an andern Insekten aus einem ziemlich großen Frontalganglion und dem rücklaufenden Nerven, welchem innerhalb des Schlundringes ein kleines Ganglion oesophagi eingeschaltet ist. Die von hier aus paarigen Fortsetzungen des Nervus recurrens, die Nervi ventriculares, führen zu den Ganglia ventricularia. Homologa der Pharyngealganglien beschreibt er nicht.

»Die Corpora allata sind zwei breit ellipsoidische Körper, welche dem Darmtractus ziemlich dicht anliegend, ein wenig hinter dem Schlundring ungefähr mitten zwischen dem Ganglion oesophagi und ventriculare liegen. Die Corpora allata sind ganz unabhängig vom Schlundnervensystem. Hingegen steht jedes Corpus allatum mit einem Trachealzweig in Verbindung. Der Nervus ventricularis schmiegt sich dem Corpus allatum nahe an, jedoch, wie es scheint, ohne es zu innervieren. Der Nervus ventricularis wird an der Berührungsfläche ganglionär, ohne jedoch ein ausgesprochenes Ganglion zu bilden.

Der feinere Bau des Corpus allatum ist sehr bemerkenswert. Das-

selbe besteht 1) aus einer dünnsten Peritonealbekleidung, 2) aus einer Lage beinahe cubischer, großkerniger Zellen, welche das Lumen des Bläschens auskleiden. Diese Zellen sind wahre secernierende Drüsenzellen, welche mehr oder weniger mit Excrettropfen gefüllt sind. Im Lumen des Bläschens gibt es solche Tropfen in ziemlich großer Menge. Infolgedessen muß ich den Corpora allata eine secernierende bzw. excretorische Tätigkeit beilegen. Aber die Bauverhältnisse und Lagebeziehungen der fraglichen Organe sind derartige, daß man die Art der Tätigkeit anatomisch nicht bestimmen kann.«

Ihre Natur ist ihm problematisch geblieben, immerhin glaubt er mit dem Nachweis ihrer drüsigen Funktion einen wesentlichen Beitrag zur Lösung der Frage nach ihrer Bedeutung geliefert zu haben. Janets Auseinandersetzungen betreffs ihrer morphologischen Bedeutung erscheinen ihm geistvoll, aber nicht hinreichend begründet; anderseits ist ihm Janets Auffassung von der mutmaßlichen Funktion der Corpora allata nicht genügend gestützt, da lebhafte Zellteilungen in den Corpora allata nicht beobachtet worden sind. Die von Holmgren beigefügte Abbildung läßt außer der Lage Einzelheiten nicht erkennen.

In einer weiteren Arbeit über eine schalentragende Mycetophilidenlarve macht Holmgren gleichfalls Mitteilungen über das Schlundnervensystem und die Corpora allata. Vom ersteren erwähnt er das Ganglion frontale, den Nervus recurrens, sowie die beiden spindelförmigen, an der ventralen Seite des Rückengefäßes liegenden Pharyngealganglien.

Seine Auffassung über die Corpora allata ist jedoch offenbar nicht geklärt. Das eine Mal beschreibt er »mehrere« Körper, welche den suboesophagealen Fettkörper bilden. Sie sollen die Corpora allata dieser Form darstellen, wenn, wie er in einer Anmerkung sagt, »das Homologisieren wirklich richtig ist«. Das andre Mal setzt er eine als Vasalknäuel bezeichnete Bildung »vielleicht = Janets Corpora incerta«, offenbar ohne zu wissen, daß Corpora allata und Corpora incerta Synonyma sind. Der suboesophageale Fettkörper hat wohl kaum mit den Corpora allata etwas zu tun, da er in mehreren Körpern auftritt, mit dem subvasalen Fettkörper übereinstimmt und wie dieser Leucocytenursprungs sein soll. Da nach Holmgren diese Gebilde dasselbe Aussehen zeigen wie die Corpora allata der *Chironomus*-Larve, so erscheint es nicht ganz sichergestellt, ob es sich auch bei jener Form um die in Rede stehenden Organe handelt.

Über den letzteren, d. h. den Vasalknäuel berichtet er, wie folgt:

»An jeder Seite des vordersten Abschnittes des Dorsalgefäßes liegen unmittelbar lateral von den beiden Ganglia postcerebralia sympathica = Ganglia pharyngea zwei kleinere oder größere Zellenhaufen. Die Hauptmasse dieser Zellenhaufen besteht aus Zellen, welche ich als Perivasalzellen bezeichne. In der Mitte jeder Zellmasse bemerkt man einen runden Knäuel, den Vasalknäuel, der aus mehreren dichtgedrängten, spindelförmigen Zellen besteht. Dieser Knäuel hängt mit der Gefäßwand zusammen, ohne jedoch ein Teil derselben zu sein.« Dem Vasalknäuel legt sich ein großer Tracheenzweig an. »Von diesem Knäuel spalten sich Zellen ab, die miteinander zusammenhängen und peripherisch Zellenreihen bilden. Diese Zellen sind die Perivasalzellen. In dem äußeren Teile der centralen Zellenknäuel teilen sich die Kerne lebhaft, was aus dem Vorhandensein von Teilungsstadien hervorgeht.« Die Tätigkeit des Vasalknäuels, d. h. die Hervorbringung von Perivasalzellen ist periodisch. »Während der Vermehrungsperiode nimmt er an Größe zu, um, sobald die Vermehrung aufhört, wieder abzunehmen.« Die jungen Perivasalzellen sind langgestreckt, die älteren mehr abgerundet. Die an Größe entsprechend der Zellgröße variierenden Kerne liegen in körnchenreichen Zellen, von denen die größeren »durch das Vorhandensein von zahlreichen Vacuolen netzförmig strukturiert« erscheinen. Diese Perivasalzellen gehen nach ihm in Postcerebralzellen über.

R. W. Hoffmann hat das Kopfnervensystem von Collembolen (*Tomocerus plumbeus*) einer Untersuchung unterzogen. Die von ihm eingehend dargestellten Ganglien, welche vor dem Gehirn liegend, mit diesem in Verbindung stehen, hat er absichtlich keiner Homologisierung mit entsprechenden Bestandteilen des Schlundnervensystems der Pterygoten unterzogen. Der hier interessierende paarige Teil desselben ist bei der von ihm untersuchten Form nicht vorhanden, während er sich, wie ich seiner Literaturangabe entnehme, nach Willem bei *Podura* in Form zweier kleiner, der Gefäßwand seitlich anliegender Ganglien findet, welche je durch einen feinen Nerven mit dem Gehirn verbunden sind und zwei Nervenfäden nach vorn und hinten entsenden.

Hoffmann beschreibt zu beiden Seiten des Oberschlundganglions Zellmassen von regelmäßiger Form, die sich in einen verjüngenden Zipfel gegen den Schlundring erstrecken, ohne denselben zu erreichen. Auf Grund ihres feineren Baues spricht er die dieses Gebilde zusammensetzenden Zellen als Harnzellen an und bezeichnet sie selbst als Kopfnieren. Dabei läßt er die Frage offen, ob dieselben nicht vielleicht den Corpora allata der Pterygoten gleichzusetzen wären. Wenn schon

ihr Bau und vor allem ihre Lage gegen diese Auffassung sprechen würden, so hat Becker gezeigt, daß es sich hier um die Sinneszellen des von ihm eingehend beschriebenen Postantennalorganes dieser Form handelt. Die ausgesprochene Vermutung besteht also nicht zu Recht.

Ich möchte hier noch die Angaben A. Sommers hinsichtlich des Schlundnervensystems von *Macrotoma plumbea*, dem Synonym für *Tomocerus plumbeus* nachtragen. Es ist auch ihm nicht gelungen, dasselbe aufzufinden, er vermutet jedoch, daß es vorhanden und ihm nur entgangen ist. »Jedenfalls verdient diese Sache eine neue Untersuchung.«

Das Schlundnervensystem von *Fulgora maculata* hat E. Bugnion zur Darstellung gebracht. Außer einer kleinen, wohl dem Frontalganglion gleichzusetzenden Anschwellung finden sich auf der Dorsalseite des Körpers über dem Oesophagus und von dem Gehirn durch einen Querast des Tentoriums getrennt, ansehnliche Ganglien, die er als »ganglions sus- intestinaux pairs« und »ganglion cardiaque« unterscheidet. Das letztere, welches mit den hier zu behandelnden Organen identisch ist, liegt hinter den paarigen Ganglien unmittelbar über dem Oesophagealring und zeigt seine größte Ausdehnung in der Querrichtung des Körpers derart, daß es wie aus zwei Centren verschmolzen erscheint. Es liegt ihm, wie dies nach Bugnion auch bei andern Insekten der Fall sein soll, die Innervation des Rückengefäßes ob, trotzdem er vergeblich ausgehende Nervenfäden gesucht hat. Die vorderen Schlundganglien, von denen er sagt: »on sait qu'ils émettent un nerf récurrent« und die »d'après Bruno Hofer innervent également les glandes salivaires« sollen das Darmrohr innervieren. Ohne über seine eignen Beobachtungen ein Urteil zu fällen, muß ich seine Literaturangaben als falsch hinstellen. Hofers »hintere paarige Eingeweideganglien« nehmen, wie ich oben dargestellt habe, an der Innervation der Speicheldrüsen teil, und schon E. Blanchard gab dem ersten Ganglienpaar des paarigen Systems die Aufgabe, das Rückengefäß zu versorgen. Bugnion verwechselt hier vordere und hintere paarige Schlundganglien miteinander und kennt außerdem den Ursprung des Nervus recurrens nicht.

Was die histologische Struktur dieser Bildungen, vornehmlich des vorderen Ganglienpaares anbelangt, so findet er gegenüber den centralen Bestandteilen des Nervensystems Unterschiede, die in der geringeren Ausbildung von medullarer Substanz und dem Fehlen von Spalten und Lakunen irgend welcher Art in denselben zum Ausdruck kommt. Polyedrische Zellen mit rundlichem Kern nehmen das ganze

Gebilde ein, die nach der Peripherie zu kleiner werden und dichter gedrängt liegen. Der eintretende Nerv läßt sich ebenfalls beobachten.

In einer Anmerkung erwähnt Bugnion noch das Ganglion cardiaque von *Pyrrhocoris apterus*, das sich als ein zwischen Oesophagus und erweiterter vorderer Aorta liegendes, eiförmiges Gebilde darstellt.

In einer eingehenden, durch zahlreiche Abbildungen ausgezeichneten Abhandlung über die systematischen und anatomischen Verhältnisse der *Myrientomata* hat A. Berlese eine kurze Darstellung des Schlundnervensystems und speziell der Corpora allata geliefert. Das erstere wird vom Ganglion frontale und dem Nervus recurrens gebildet. Die Corpora allata stellen sich als ein Paar neben der Mediane über dem Oesophagus und unmittelbar hinter den hinteren Tentoriumsästen und einem Kopfmuskelplexus gelegener, kugelförmiger Körperchen dar. Sie setzen sich aus wenigen polygonalen Zellen zusammen, die einen annähernd sphärischen Kern besitzen. Beziehungen mit dem Nervensystem ließen sich wegen der Feinheit der Objekte und ihrer geringen Färbung nicht feststellen. Ebenso wenig konnte Berlese die von Janet beschriebenen thoracalen Homologa derselben auffinden.

Bei seinen Termitenstudien hat N. Holmgren sein Augenmerk auch auf die hier zu behandelnden Organe gerichtet. Dem allgemeinen Bauplan entsprechend stellt sich das Schlundnervensystem als in drei hinter einander gelegenen unpaaren Ganglien dar. Die paarigen Ganglia postcerebralia, welche, abweichend von den bisherigen Beobachtungen, ihren Ursprung vom Protocerebrum nehmen sollen, liegen der Aorta dicht an, deren Innervation ihnen obliegt. Sie zeigen bei den Geschlechtstieren beim Übergang zum Nestleben Veränderungen in Größe und Bau, die Holmgren als hypertrophische Degenerationen bezeichnet und mit der reichlichen Nahrung in Zusammenhang zu bringen sucht. Sie äußert sich in einer beträchtlichen Größenzunahme und in dem Auftreten von Höhlen im Gewebe und Vacuolen in den Ganglienzellen.

Eine rätselhafte Bildung sind ihm die Corpora allata, die in unmittelbarem Zusammenhang mit den vor ihnen liegenden postcerebralen Ganglien stehen. Sie entsprechen denen der Blattoideen. »Bei dem jüngeren Geschlechtstier sind diese Gebilde beinahe kreisrunde Körper, in denen die Zellkerne peripherisch liegen und in denen die Zellenkörper centralwärts in radiierende Fädchen ausgezogen sind, welche mit Nervenfasern Ähnlichkeiten aufweisen. Bei der alten Königin aber, wo die Corpora allata kolossal entwickelt sind, liegen die Kerne

im Körper zerstreut und die Fäden sind verdickt, hier und da mit Hohlräumen. Auch dies Organ macht den Eindruck einer hypertrophisch degenerierten Bildung. Die Maße sind folgende:

| | |
|---|---|
| Junges Geschlechtstier . . | 67 $\mu$, |
| Älteres Geschlechtstier . . | 148 $\mu$, |
| Alter König . . . . . | 135—162 $\mu$, |
| Alte Königin. . . . . | 175—190 $\mu$.« |

In einer neueren Arbeit hat G. Police sich dem Teil des Schlundnervensystems zugewandt, dessen nervöse Natur von einigen Forschern in Abrede gestellt wird. Es sind dies nach der Einteilung Pierantonis das vordere und mittlere Ganglienpaar des Schlundnervensystems »gangli pari anteriori und medii«, die er nach Beobachtungen an vier Orthopteren beschreibt und in guten Abbildungen zur Darstellung bringt.

Hinsichtlich des ersten Paares = den Pharyngealganglien schließt er sich eng an die Beweisführung Sinétys an und kommt zu entgegengesetzten Ergebnissen wie dieser Autor.

Was die angeblichen histologischen Differenzen anbetrifft, so kann er dieselben nicht feststellen. Die fraglichen Gebilde sind ebenso wie typische Ganglien von einer mit Kernen ausgerüsteten Membran umgeben und zeigen keine augenfälligen Unterschiede in ihren Zellkernen. Eine Beschreibung der fibrillären Masse der centralen Substanz vermißt er in Sinétys Darstellung. Die angeführten histochemischen Differenzen sind keine Kriterien für Nervensubstanzen. Auch die Beziehungen zwischen Ganglion und Nerv zeigen nichts von der Norm abweichendes. Daß sich der Pharyngealnerv eine Strecke weit unversehrt durch das Ganglion erstreckt, ist eine für die Connective der Bauchganglienkette längst bekannte Tatsache. Der weitere wichtige Verlauf dieses Nerven zum Occipitalganglion ist dem Sinéty überhaupt entgangen.

Der am Ende seiner Darstellung gegebenen Zusammenfassung entnehme ich noch, daß die gangli pari anteriori bisweilen mit andern nervösen Centren und zwar hier dem Occipitalganglion zum Teil verschmelzen, daß die fibrillären Substanzen beider eben genannter Ganglien sich durch die Connective vollkommen in Beziehung miteinander setzen und daß schließlich die Gangli pari anteriori birnförmige, mit Verlängerungen versehene Elemente besitzen, welche im Innern der Zellen sich mit im Plasma vorhandenen Fibrillen, außerhalb derselben sich mit Fibrillen der Centralsubstanz in Verbindung setzen.

Der zweite Teil seiner Abhandlung ist den Gangli pari medii = Corpora allata gewidmet. Seinen eignen Beobachtungen schickt er einen geschichtlichen Überblick voraus.

*Bacillus rossii* und *Mantis religiosa* zeigen ihm Verhältnisse, wie sie im großen und ganzen Heymons und Sinéty zur Darstellung gebracht haben. Die in einer Schicht radiär angeordneten Zellen dieser asymmetrischen Körper besitzen ein epitheliales Aussehen und umschließen einen Raum, »der von einer amorphen, in concentrischen Schichten angeordneten Substanz eingenommen wird«. Die Schichten sind keine von einander zu sondernde Lamellen, wie es Heymons angibt, sondern nur die intensiver gefärbten Grenzen der verschiedenen Perioden einer Secretion entsprechenden Substanz. Die chitinige Natur derselben ist ihm ebenso wenig erwiesen wie dem Sinéty. Indem er Janets Deutung der fraglichen Gebilde zurückweist, möchte er dieselben bei den Phasmatiden als drüsige Organe mit innerer Secretion ansehen, ohne indessen nähere Angaben über die Natur dieser Secretion machen zu können.

In einem entschiedenen Gegensatz zu Heymons steht Police dann mit seiner Auffassung der Gangli pari medii bei *Epacromia thalassina* und *Periplaneta orientalis*, die er den Corpora allata der Phasmatiden nicht glaubt gleichsetzen zu dürfen. Die Abweichungen zwischen beiden Gruppen stellen sich dar, indem diese Gebilde bei *Epacromia* und *Periplaneta* nicht asymmetrisch, sondern vollkommen symmetrisch zu den Seiten des Pharynx gelegen sind. Nicht wie bei *Bacillus* verbreitert sich der hinzutretende Nerv nur oberflächlich, sondern dringt in das Innere ein, erhält sich eine Strecke weit unversehrt und verbreitet seine Fibrillen nur in der centralen Partie des Ganglions. Eine mit wenigen Kernen ausgerüstete Membran umgibt die Gebilde, die eine Sonderung in eine centrale, zwar in geringerer Menge als in andern nervösen Centren auftretende, fibrilläre Masse von peripherisch gelegenen Zellen zuläßt. Die Zellen sind auch hier wie bei typischen Ganglien birnförmig, mit Verlängerungen ausgestattet, die Beziehungen zu den Fibrillen der Centralsubstanz zeigen. Police kommt hiernach zu dem Schluß, daß bei »*Epacromia* und *Periplaneta* ein wahres Paar mittlerer visceraler Ganglien existiert, wie es Pierantoni behauptet«. Es würde sich demnach nach Police bei den Corpora allata der Phasmatiden und den Gangli pari medii der von ihm untersuchten Orthopteren um homologe Organe handeln, die einen gleichen und zwar ectodermalen Ursprung und dieselbe Lage besitzen, aber von abweichender Funktion und Struktur sind, auf der einen Seite zu Drüsen, auf der andern zu nervösen Ganglien sich entwickelt haben.

In jüngster Zeit hat G. Holste eine Arbeit über das Nervensystem von *Dytiscus marginalis* geliefert, welche jedoch nur die makroskopischen Verhältnisse desselben beleuchtet. Das sympathische Nervensystem sondert sich nach ihm in die Ganglien und Nerven des Darmes, Ganglion frontale, Ganglion ventriculare, Nervus stomatogastricus = recurrens, in diejenigen des Rückengefäßes, Ganglion vasis dorsalis = einem ersten Ganglienpaar, und in die der Tracheen, Ganglion tracheale = einem zweiten Ganglienpaar des paarigen Schlundnervensystems, welch letzteres mit den hier zu behandelnden Organen identisch ist. Während das erste Ganglienpaar wegen seiner wenig scharfen Umrisse eher ein »bandförmiges Nervenpolster« als ein typisches Ganglion darstellt, heben sich die Tracheenganglien von jenen hinten als etwas längliche, kugelige Gebilde deutlich ab. Zu beiden Seiten des Darmes gelegen, sind sie schräg nach unten und hinten gerichtet, mit ihren ventralen Teilen einander genähert. »Dem Ganglion liegt ein starker Tracheenast unmittelbar an und man kann sich durch vorsichtiges Anlüften desselben klar überzeugen, daß das Ganglion mehrere äußerst feine Fäden an die Trachee entsendet. Ohne Färbung gelingt es aber nicht, die Verzweigungen genauer zu verfolgen, wie denn überhaupt die mikroskopische Untersuchung mit Lupe und Binocular bei Verfolgung der Nervenendigungen des paarigen sympathischen Nervensystems, wie der feineren Verzweigungen des unpaaren versagt.« Holste selbst gibt hier also zu, daß seine Methode für die Erkennung von Einzelheiten nicht ausreicht, und wenn er vom Ganglion ausgehende, äußerst feine Fäden an die Tracheen hat herantreten sehen, so ist damit noch keineswegs der Beweis erbracht, daß diese Fäden nervöser Natur sind.

## Material und Methodisches.

Das Material zu der vorliegenden Untersuchung sammelte ich zum größten Teil im Sommer 1909 in der näheren und weiteren Umgebung Göttingens. Ich ging dabei von dem Gesichtspunkte aus, möglichst von allen Insektenordnungen charakteristische Vertreter und gleichzeitig verschiedene Entwicklungsstadien ein und desselben Insektes zu bekommen. Das Hauptgewicht legte ich dabei auf solche Formen, welche sich durch ein nicht zu hartes Chitin auszeichneten, um so den Schwierigkeiten, die sich bei der Herstellung von Schnittserien chitinharter Objekte ergeben würden, aus dem Wege zu gehen. Wo mir Häutungsstadien zugängig waren, wie z. B. bei *Periplaneta* und *Tenebrio*, die im zoologischen Institut Göttingen gehalten werden,

sowie *Forficula*, die sich ja leicht züchten lassen, zog ich diese natürlich vor. Außerdem wurden mir durch die gütige Vermittlung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Geheimrat Ehlers, von Herrn Dr. Krumbach aus Rovigno lebende *Bacillus Rossii*, sowie von Herrn Professor Dr. Goette aus Straßburg Imagines von *Chalicodoma muraria* übersandt, so daß mir dadurch die Möglichkeit gegeben war, eine in Hinsicht auf die hier zu beantwortende Frage offengebliebene Lücke in den Untersuchungen Carrières und Bürgers auszufüllen. Desgleichen stellten mir in bereitwilligster Weise Herr Professor Dr. R. W. Hoffmann konservierte Collembolen (*Tomocerus plumbeus*), sowie Herr Dr. Voss verschiedenes Material zur Verfügung. Ich möchte an dieser Stelle obigen Herren meinen Dank sagen.

Die Konservierung geschah größtenteils mit heißer Sublimat-Eisessiglösung von 60° C, welche ich je nach Größe und Zartheit des präparierten Kopfes 5—15 Minuten im Wärmschrank einwirken ließ. Ich verfuhr dabei so, daß ich den Tieren die Fühler und gegebenenfalls auch die harten Mundwerkzeuge abschnitt und dann den Kopf vom Thorax trennte, so daß auf diese Weise die Konservierungsflüssigkeit von zwei Seiten in das Objekt eindringen konnte. Hierauf folgte die übliche Behandlung mit Jodjodkalium in toto, zum Teil auch noch einmal auf dem Objektträger vor dem Färben. Einige Formen wurden zunächst in kochendem Wasser abgetötet und dann mit Sublimat-Eisessig konserviert; die Ergebnisse waren sehr gut. Von andern Konservierungsflüssigkeiten kamen Pikrinsäuregemische, aber mit weniger Vorteil, sowie das Gemisch von R. W. Hoffmann, Platinchlorid-Sublimat-Eisessig zur Anwendung. Das mir zur Verfügung gestellte *Chalicodoma*-Material war in Petrunkewitschscher Flüssigkeit konserviert. Obwohl sich für meine Zwecke die Sublimat-Eisessiglösung als sehr geeignet erwies, so konnte ich doch beobachten, daß sie nicht auf alle von mir untersuchten Formen die gleich gute Wirkung ausübte.

Zum weitaus größten Teil brachte ich die Schnittmethode in Anwendung. Wenn ich anfänglich geneigt war, wegen der Härte und Sprödigkeit des Chitins ein schwer schmelzbares Paraffin zu benutzen, so erwies sich diese Annahme als irrig. Ich verwandte vielmehr mit Vorteil 56° Paraffin bei einer Einwirkungszeit von 3—4 Stunden im Wärmschrank und erzielte bei einer Schnittdicke von etwa $7^1/_2\,\mu$ meist gute Resultate, wenn ich auch nicht in allen Fällen vollständige Schnittserien bekommen konnte, ein Ziel, welches wegen der Kleinheit und der mehr oder weniger bestimmten Lage der von mir zu untersuchenden Körper durchaus nicht angestrebt zu werden brauchte.

Wie sich bei der Durchsicht der Präparate herausstellte, gewährten vielfach gerade solche von 15 $\mu$ Dicke einen guten Einblick in die Lageverhältnisse, während natürlich ihr feinerer Bau nur bei 5—7 1/2 $\mu$ Schnittdicke studiert werden konnte. Wo die den Kopf einschließende Chitinkapsel zu dick war, wie z. B. bei den Apiden, brachte ich eine in der Botanik bei der Anfertigung von mikroskopischen Schnitten durch hartschalige Samen bekannte Methode in Anwendung. Die auf die gewöhnliche Weise behandelten Köpfe wurden im erstarrten Paraffin abgeschält, so daß ich hierdurch nach Entfernung der gesamten Chitindecke die inneren Organe unverletzt und ohne ihre gegenseitige Lage geändert zu haben, erhielt. Nach einer nochmaligen, vielleicht einstündigen Einwirkungszeit im Wärmschrank konnten sie weiter behandelt werden, wobei jedoch eine Schwierigkeit blieb, nämlich das den Corpora allata benachbarte, zum Teil sehr harte Tentorium zu schneiden.

Es kamen Einfach- und Mehrfachfärbungen in Anwendung. Die gebräuchlichsten waren Hämatoxylin-Eosin und Hämatoxylin-Pikrinsäure, letzteres auch noch mit Eosin, wodurch das intensive Gelb der Pikrinsäure abgeschwächt wurde. Vor allem aber lieferte Heidenhains Eisen-Hämatoxylin gute Bilder, welches ich entgegen den üblichen Angaben selbst bei Schnitten von 7 1/2 $\mu$ und mehr mit Vorteil gebrauchte, um so mehr, als die nervösen Bestandteile sowie die Corpora allata weniger intensiv gefärbt wurden wie die übrigen Organe. Es wurde allein oder kombiniert mit Orange G angewandt. Außerdem benutzte ich noch die Kombinationen Boraxcarmin-Anilinblau und Boraxcarmin-Blochmannsche Lösung (Triphenylrosanilintrisulfosaures Natrium). Letzteres gab vortreffliche Chitinfärbungen. Weniger zur Verwendung kam noch die Zusammenstellung Resorcinfuchsin-Lithioncarmin-Pikrinsäure. Bei Anwendung dieser Farbstoffe, besonders des Heidenhainschen stellte sich insofern eine Schwierigkeit ein, als eine richtige Differenzierung der Corpora allata nicht mit der der übrigen Organe, speziell des Gehirns und der Schlundganglien zusammenfiel, die ersteren vielmehr den Farbstoff stärker zurückhielten. Es war daher in vielen Fällen notwendig, bei der Färbung die in Frage stehenden Körper zunächst selbst aufzusuchen und dann ihre eigne Differenzierung zu beobachten.

Als Einschlußmittel diente Kanadabalsam, welcher sich aber, wie sich später herausstellte, nicht für alle Fälle günstig erwies, indem beispielsweise die Aufhellung von Tracheen zu weit ging und den Spiralfaden schwer sichtbar machte. In solchen Fällen war immer

ein Zurückgreifen auf die alten Einschlußmittel von niedrigerem Brechungsexponenten wie Glycerin von Vorteil.

Wo es auf die Festlegung der zum Teil eigenartigen Formgestaltung des Corpus allatum ankam, stellte ich mit Hilfe der bekannten Plattenmodelliermethode plastische Rekonstruktionen her.

## Eigne Beobachtungen.

### Einleitung.

Meiner historischen Darstellung ist zu entnehmen, daß zwar von zahlreichen Forschern Beobachtungen über die Corpora allata der Insekten angestellt worden sind, daß es aber den Anschein erweckt, als ob es sich hier um die verschiedenartigsten Bildungen handelt, auf der einen Seite die mit Ganglien übereinstimmenden und wie diese eine Innervation, und zwar hier der Tracheen bzw. der Speicheldrüsen ausführenden Organe, wie z. B. bei einigen Orthopteren und Coleopteren, auf der andern die bläschenförmigen Organe von *Bacillus Rossii*, die sich durch ihr Chitinausscheidungsvermögen im Innern charakterisieren. Gleichsam dazwischen stehen dann die Angaben, daß die Corpora allata sich in Bildungen darstellen, deren Zugehörigkeit zum Schlundnervensystem zwar in Abrede gestellt werden muß, welche aber anderseits in ihrem feineren Bau keinen Aufschluß über ihre Bedeutung und mutmaßliche Funktion geben. Da die meisten Autoren die in Rede stehenden Körper nur im Zusammenhang mit der Beschreibung andrer Organe behandelt haben, und bis zur Zeit eine die wichtigsten Insektenordnungen umfassende Untersuchung über die Corpora allata fehlt, so habe ich es unternommen, diese Gebilde bei den Hexapoden mit Einschluß der Apterygoten zum Gegenstand einer eignen Abhandlung zu machen. Wie ich schon in der Einleitung zu meiner Arbeit mitgeteilt habe, beschränkt sich meine Untersuchung vorwiegend auf ausgebildete Zustände, von einer entwicklungsgeschichtlichen Fragestellung habe ich dagegen gänzlich Abstand genommen. Nur die im Mutterleib geborgenen Embryonen der viviparen Aphiden sowie ein aus dem Ei herauspräparierter *Dixippus morosus*, welcher dicht vor dem Verlassen desselben stand, wurde gleichfalls in den Kreis der Betrachtungen gezogen. Bei der eingehenden Beschreibung der Corpora allata der verschiedenen Formen habe ich, um die Frage ihrer etwaigen nervösen Natur entscheiden zu können, eine Vergleichung derselben mit den Ganglien des Schlundnervensystems, vornehmlich den Pharyngealganglien ausgeführt und so auch hier, wie in meiner historischen Darstellung, dieses System, besonders soweit es dem

hinteren Kopfbereich angehört, berücksichtigt. Für die Feststellung von Nervenendigungen am bzw. im Corpus allatum sind meine Untersuchungsmethoden nicht ausreichend.

Die Reihenfolge der zu behandelnden Formen entscheidet ihre Stellung im System, wobei ich die Auffassungen zugrunde gelegt habe, die von Brauer und Handlirsch vertreten werden und im Lehrbuch der Zoologie von C. Claus, neu bearbeitet von Dr. Karl Grobben, 2. Aufl. Marburg 1910, eine Wiedergabe gefunden haben, jedoch mit der Modifikation, daß ich die Insekten mit kauenden Mundwerkzeugen denen mit saugenden vorangestellt habe. Ferner sind die apterygoten Formen an das Ende meiner Darstellung gekommen und zwar deswegen, weil dieselben bisher keine Bearbeitung gefunden haben. Nach Kenntnis der bei den pterygoten Insekten vorkommenden Corpora allata ist eine Homologisierung von entsprechenden Organen bei ihnen leichter durchführbar und zu begründen.

## *Orthoptera.*

### Phasmodea, Phasmatidae.

Die Corpora allata der Phasmatiden haben, wie oben gezeigt wurde, bereits mehrere Bearbeiter gefunden, an erster Stelle Heymons, dann de Sinéty und in jüngster Zeit Police. Die Ergebnisse, welche die Untersuchungen dieser Autoren geliefert haben, stimmen aber keineswegs miteinander überein. Auf der einen Seite steht die Angabe, daß diese »bläschenförmigen Organe« durch ihr Chitinausscheidungsvermögen ausgezeichnet sind, auf der andern kann man sich von dem Vorhandensein jener merkwürdigen Chitinlamellen bzw. einer chitinösen Substanz überhaupt nicht überzeugen. Wenn ich selbst nicht in der Lage sein werde, die Frage nach der Natur dieser eigenartigen Bildungen, in denen sich die Corpora allata bei diesen Formen darstellen, endgültig zu lösen, so denke ich doch, teils Beobachtungen der obigen Forscher bestätigend, teils neue Tatsachen feststellend, Beiträge zu einer Lösung liefern zu können.

Die Formen, die bisher zur Untersuchung der Corpora allata der Phasmatiden herangezogen wurden, sind *Bacillus Rossii* (Heymons, Police), *Bacillus gallicus* und *Leptynia hispanica* (de Sinéty). Meine Mitteilungen fußen auf Beobachtungen an

### *Bacillus Rossii* Fabr. und *Dixippus morosus* Br.

In dem hier folgenden beschreibenden Teile möchte ich *Bacillus Rossii* zugrunde legen, besonders deswegen, weil diese Form bisher

die eingehendste Bearbeitung gefunden hat. Da *Dixippus morosus* in jeder Hinsicht die gleichen, zum mindesten sehr ähnliche Verhältnisse zeigt, so soll es da, wo die von *Bacillus Rossii* hergestellten Präparate nicht genügenden Aufschluß geben, ergänzend hinzugezogen werden, um so mehr, als von diesem Objekte zahlreiche Schnittserien in den drei Richtungen des Raumes vorliegen.

Was zunächst die Lage dieser Gebilde anbetrifft, so befinden sie sich im hinteren Kopf- bzw. vordersten Thoraxbereich. Eine genaue Grenze läßt sich hier nicht angeben. Dorsal auf dem stark aufgetriebenen Darm gelegen, sind sie in beträchtlicher Entfernung vom Gehirn, dem hinteren Teil der paarigen Schlundganglien unmittelbar benachbart. Dabei liegen sie selbst nicht parallel nebeneinander, sondern das eine von ihnen befindet sich wenig mehr nach vorn als das andre, eine asymmetrische Lage, auf die ja schon alle bisherigen Beobachter mit Nachdruck hinweisen. Die Heymonssche Angabe, daß diese in der langgestreckten Körperform des Tieres ihren Grund habe, erscheint mir nicht zwingend genug zu sein, denn einmal liegen die Corpora allata gerade bei dieser Form frei, von keinen Nachbarorganen irgendwie eingeengt, und zum andern könnte man aus demselben Grunde von den mächtigeren und vor allem breiteren Pharyngealganglien eine gleiche Lagebeziehung fordern. Auch hat Police bei *Mantis religiosa* die gleiche asymmetrische Lage der Corpora allata gefunden; wenn sie hier, worüber er nichts aussagt, in dem breiten Kopf gelegen sind, so würde das gleichfalls gegen Heymons sprechen. Übereinstimmend mit den von de Sinéty und Police gelieferten Abbildungen fand ich, daß das linksseitige Corpus allatum zumeist die vordere Lage einnimmt. Bei *Dixippus morosus* zeigten jedoch von zehn, in horizontale Schnittserien zerlegten Tieren fünf das linksseitige Corpus allatum, vier das rechtsseitige vorn und eins beide Corpora allata direkt nebeneinander. Bezüglich des letzteren Falles kann ich mich nicht des Eindrucks erwehren, daß es sich hier um ursprüngliche, d. h. mit dem lebenden Tiere übereinstimmende Lageverhältnisse handelt, da irgendwelche durch die Behandlung veranlaßte Verschiebungen nicht eingetreten sein können. Immerhin glaube ich, daß dieser Asymmetrie eine gewisse, wenn auch mir unbekannte Bedeutung beizulegen ist, da sie sich nur bei den Phasmatiden und Mantiden in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle zeigt, während sich bei allen andern von mir untersuchten Insekten mit einer einzigen, wohl als Mißbildung zu deutenden Ausnahme bei *Notonecta glauca* eine vollkommene Symmetrie der Lage feststellen ließ, sofern nicht die Pharyngealganglien eine asymmetrische Lage aufweisen.

Immer aber befinden sich beide Corpora allata selbst einander benachbart, neben- bzw. hintereinander, wie es auch DE SINÉTY und POLICE zur Darstellung bringen und aus meinen Fig. 3, 4 und 5 auf Taf. VIII ersichtlich ist. HEYMONS dagegen zeichnet das linksseitige Corpus allatum in ansehnlicher Entfernung vom Pharyngealganglion der gleichen Seite und damit auch vom andern Corpus allatum. Wenn auch auf Horizontalschnitten, welche in der Höhe der die Corpora allata innervierenden Nerven ausgeführt sind, Blasenkörper und Pharyngealganglion, beide ventralwärts getroffen, auseinanderrücken, weil diese Nerven, worauf ich später zu sprechen kommen werde, unter dem Pharyngealganglion verlaufen, so bleiben doch stets die beiden Corpora allata einander benachbart.

Außer den paarigen Schlundganglien, denen ja DE SINÉTY besondere Beachtung schenkte, und die in ihrem ganzen Habitus von den folgenden unpaaren Ganglien abweichen, worauf ich später kurz zurückkommen werde, stellt sich das Schlundnervensystem bei diesen Formen in dem ventral unter den ersteren gelegenen, ansehnlichen Occipitalganglion und dem mächtigen Frontalganglion dar. Das erstere der beiden tritt gleichfalls in Lagebeziehung zu den Corpora allata, indem es sich ventral unter ihnen befindet und sich so zwischen diese und den Darm einschiebt. Die Lage dieses Ganglions ist jedoch insofern variabel, als es nicht unbedeutend aus der Medianebene lateralwärts verschoben werden kann. Diese merkwürdige Erscheinung hat offenbar ihren Grund darin, daß der aus dem Ganglion occipitale austretende, unpaare Nervus recurrens aus der ursprünglichen medianen in eine paramediane Lage übergeht, und so neben dem einen der beiden gleich zu erwähnenden Pericardialkörper zu liegen kommt. Die mit ihm in gleicher Höhe gelegene Aorta hat ihn aus der Medianebene verdrängt. Das Occipitalganglion zeigt nun häufig gleichfalls diese seitliche Lagerung, besonders dann, wenn es neben oder hinter den Corpora allata liegt, weniger, wenn es sich vor ihnen befindet. Im letzteren Falle liegen dann die in Frage stehenden Körper direkt auf dem Darm.

Die Lage der Corpora allata wird weiter dadurch bestimmt, daß sie sich zu beiden Seiten der Aorta und zwar ihres ventralen Bereiches befinden, selbst von zwei langen, bandartig sich von vorn nach hinten erstreckenden und nach vorn divergierenden Fettkörpermassen flankiert, die an die Hinterfläche des Gehirns angeheftet sind. Sie entsprechen wohl den »lames cellulaires de signification douteuse« DE SINÉTYS. In geringer Entfernung hinter den Corpora allata ziehen sich zwei längere drüsenartige Gebilde neben der Aorta hin, die dichtgedrängte

Kerne zeigen und wohl die oben erwähnten Pericardialkörper dieser Form darstellen. Tracheen, welche nach Heymons den Corpora allata dicht anliegend, sich zum Teil an den Einbuchtungen derselben befinden, konnte ich nicht beobachten. In Begleitung des Nervus recurrens befinden sich zwei Tracheen, welche sich am Occipitalganglion oder noch vor demselben an dem Nervus recurrens selbst zu einem Stamm vereinigen. In den Fällen, wo dieses Ganglion bzw. der Nervus recurrens den Corpora allata benachbart ist, tritt die Trachee gleichfalls in Lagebeziehung zu ihnen, liegen jene aber seitlich von ihnen, so entfernt sich auch damit die Trachee von den in Frage stehenden Gebilden. Die Corpora allata liegen zusammen mit den Organen ihrer Umgebung in einem großen lacunären Blutraum, sind so von dem feinen Gerinnsel der Blutflüssigkeit und zahlreichen frei flottierenden Zellen umgeben.

Die Richtung der Corpora allata ist derart, daß ihre Längsachsen wenig von der oral-aboralen Körperachse abweichen, indem sie nach vorn divergieren, ihre nach hinten gerichteten Verlängerungen sich in einem spitzen Winkel auf der Mediane bzw. neben derselben schneiden. Ältere Objekte zeigen geringfügige Verschiebungen, einmal in bezug auf ihre Lage zu den Organen der Nachbarschaft, das andre Mal zu sich selbst, indem sie dichter aneinander rücken.

Was die äußere Form der Corpora allata anbetrifft, so stellt sich dieselbe im groben als ein Ellipsoid dar, dessen Pole mehr oder weniger zugespitzt sind. Besonders das hintere Ende der Corpora allata zieht sich in eine feine Spitze aus. Abweichungen von dieser ellipsoiden Form sind darin gegeben, daß die kleine, in der Horizontalebene gelegene Achse bei einer Drehung in die Paramedianebene an Größe abnimmt; dabei ist die dorsale Fläche der Corpora allata stärker gewölbt als die dem Darm aufliegende ventrale. Des weiteren zeigen besonders ältere Objekte, daß die lateralen Corpusflächen weiter vorgebuchtet sind als die der Mediane zugewandten, wohl dadurch bedingt, daß hier beide Corpora allata dicht nebeneinander liegen. Auf Transversalschnitten lieferten mir die Corpora allata aber nie jene von Tracheen eingenommenen Einbuchtungen des Umrisses, wie sie Heymons darstellt. Einen guten Einblick in die hier geschilderten Formverhältnisse gewähren meine Fig. 3, 4 und 5 auf Taf. VIII.

Die Größe der zu untersuchenden Gebilde ist bei dieser Form abhängig von dem Alter und damit von der Größe des einzelnen Tieres, wie auch Heymons angibt, daß sie im Laufe der weiteren Entwicklung umfangreicher werden. Während ich bei kleineren Objekten ungefähr

folgende Maße feststellen konnte: eine Länge von 50 $\mu$, eine Breite von 36 $\mu$ und eine Höhe von 25 $\mu$, zeigten die größten von mir untersuchten Formen mehr als das Dreifache der hier angegebenen Zahlen. Dabei lassen ältere Objekte noch die Besonderheit erkennen, daß beide Corpora allata ungleiche Größe messen und damit auch ungleiche Form besitzen. Während das linksseitige Corpus allatum des größten beobachteten Tieres, welches eine Länge von etwa 6,5 cm besaß, 153 $\mu$ in der Länge und 98 $\mu$ in der Breite maß, war das rechtsseitige 170 $\mu$ lang und 89 $\mu$ breit. Diese Erscheinung, daß das Corpus allatum der einen Körperseite eine kürzere und gedrungenere, daß der andern eine schlankere Form zeigt, konnte ich mehrere Male beobachten. Dabei sei noch hervorgehoben, daß die relative Größe der Corpora allata eine mittlere ist, sowohl in bezug auf alle Bestandteile des Schlundnervensystems, vornehmlich die Pharyngealganglien, als auch bezüglich des Gehirns und des ganzen Kopfes.

Hinsichtlich der schon von Heymons festgestellten Tatsache, daß nämlich die Corpora allata der Phasmatiden innerviert werden, bestätigen meine Beobachtungen zum größten Teil diejenigen von Heymons. Um einen Einblick in die hier obwaltenden Verhältnisse zu bekommen, erscheint es mir notwendig, zuvor auf das Verhalten der aus der Schlundcommissur entspringenden paarigen Pharyngealnerven gegenüber den paarigen Schlundganglien einzugehen. In Übereinstimmung mit Beobachtungen von de Sinéty glaube ich, ohne mich seinen Deutungen anzuschließen, ebenfalls Unterschiede zwischen den Pharyngealganglien auf der einen Seite und den dem unpaaren System angehörenden Ganglien auf der andern konstatieren zu müssen und zwar hier bezüglich des Verhaltens des betreffenden Nerven zum Ganglion. Während bei allen Ganglien des unpaaren Schlundnervensystems in Übereinstimmung mit denen der Bauchkette der Nerv durch das Ganglion verläuft, dieses gewissermaßen nur eine durch das Auftreten von Punktsubstanz und eine periphere Lage von Ganglienzellen ausgezeichnete Anschwellung des Nerven vorstellt, verlaufen die Pharyngealnerven ventral unter den betreffenden Ganglien hin und treten erst, nachdem sie hier in eine Plexusbildung eingegangen sind, in dieselben ein. Aus diesem Nervengeflecht gehen einmal ein Paar feine Nerven hervor, welche zu dem Occipitalganglion ziehen, wie es Police in seiner Fig. 2 gut zur Anschauung bringt. Des weiteren lassen sich ein Paar Nerven in der Richtung schräg nach vorn verfolgen, während nach hinten zwei Paare nebeneinander verlaufen. Das stärkere Nervenpaar tritt in die ventral-mediane Fläche der Pharyngeal-

ganglien ein und löst sich in ihrer Fasermasse auf, während das schwächere sich zu den Corpora allata begibt. Es läßt sich schwer entscheiden, ob dieses letztere Nervenpaar gleichfalls die Pharyngealganglien, wenn auch nur auf eine sehr kurze Strecke durchzieht. Wie aus dem Obigen hervorgeht, löst sich der Pharyngealnerv in mehrere Äste auf, von denen der eine das Pharyngealganglion mit dem Gehirn in Verbindung setzt. Er stellt den eigentlichen Nervus pharyngealis dar. Für den feineren, das Corpus allatum innervierenden Nerven möchte ich den Namen »Nervus Corporis allati« vorschlagen. Wie aus späteren Beobachtungen hervorgeht, entsendet das Pharyngealganglion mehrere Nerven, von denen jederseits nur einer die Versorgung der Corpora allata übernimmt.

Dicht vor den in Frage stehenden Organen gabeln sich hier diese Nerven zumeist in drei feinere, ungleiche Äste, welche sich an die vordere schmale Fläche des Corpus allatum und zwar in seinem ventralen Bereiche anlegen. Zuweilen bekam ich Bilder, als ob der ganze vordere Teil der Corpora allata kappenartig von den Nerven umfaßt würde. Während zwei Nervenäste sich direkt an die vordere Fläche der Corpora allata begeben, verläuft der mächtigere, median gelegene dritte eine Strecke weit parallel der medianen Außenfläche des Corpus allatum und läßt sich bis zur halben Länge desselben verfolgen. Fig. 3 auf Taf. VIII zeigt zwei dieser an das Corpus allatum der einen Seite herantretenden Nervenäste. Über das Verhalten der Nerven an der Eintrittsstelle vermag ich nur anzugeben, daß sie sich ein wenig ausbreiten und hier stets ein Zellkern zu finden ist. Im Corpus allatum selbst konnte ich irgend welche Nervenfibrillen nicht mehr verfolgen.

Was den Bau der in Rede stehenden Organe anbetrifft, so sind dieselben von einer Hülle umgeben. Dieselbe zeichnet sich durch den Besitz vereinzelter, länglich schmaler, spitzzulaufender Kerne aus, die eine deutliche Sonderung in chromatische Bestandteile zeigen, und eine ansehnliche Größe besitzen. Am hinteren, mehr oder weniger zugespitzten Ende der Corpora allata zieht sich die Hülle in ein fadenartiges Aufhängeband aus, welches zu den hinter den Corpora allata gelegenen Pericardialkörpern verläuft und hier gleichfalls in die Hülle übergeht. Dieser feine Verbindungsstrang trägt aufgehängt große Zellkerne. Ich weiß nicht, ob Heymons diese Bildung als Nerven angesprochen hat, denn das von ihm beschriebene »äußerst feine Nervenstämmchen«, welches die Fortsetzung des Nervus pharyngealis über das Corpus allatum hinaus darstellen soll, habe ich nie finden können.

Die Betrachtung des inneren Baues der Corpora allata der Phasmatiden läßt eine dreifache Sonderung in der Weise zu, als in der Richtung vom Centrum zur Peripherie ein centraler, von einer als Zellprodukt anzusprechenden Bildung eingenommener Bezirk, ein kernfreier und ein kernführender plasmatischer aufeinander folgen, wie dies auch in meinen oben zitierten Figuren in die Erscheinung tritt. Die Sonderung der beiden letzteren würde aber histologisch einheitliche Elemente voneinander trennen; sie bringt lediglich zum Ausdruck, daß die Anordnung der Kerne in den dies Organ zusammensetzenden Zellen peripher ist und daß die Begrenzung der central gelegenen, von mir als »alveoläres Schichtgebilde« bezeichneten Substanz von den kernfreien Enden der Zellen gebildet wird.

Ich möchte mich zunächst der Beschreibung der centralen Bildung zuwenden. DE SINÉTY hat eine solche überhaupt nicht finden können. Er zeichnet einen centralen spaltförmigen Hohlraum, in einem Falle von einer doppelt konturierten Linie umschlossen, die vielleicht stellenweis chitinöser Natur sein soll. Seine Darstellungen sind aber einerseits sehr schematisiert und lassen anderseits, wenigstens soweit seine Figuren die hier zu behandelnden Organe wiedergeben, erkennen, daß ein nicht einwandfrei konserviertes Material vorliegt. Ich verweise dieserhalb nur auf die geschrumpften Gehirnkerne. Die Angaben von HEYMONS, die im historischen Teil eine eingehende Wiedergabe gefunden haben, kann ich nicht bestätigen. Meine Beobachtungen stimmen hingegen in vieler Hinsicht mit den von POLICE gegebenen Darstellungen überein.

Was zunächst die Form dieses alveolären Schichtgebildes bei einem älteren Tier von *Bacillus Rossii* anbetrifft, so stimmt dieselbe annähernd mit der Richtung und äußeren Form des Corpus allatum selbst überein, zeigt also auch jene von einem Ellipsoid abweichende Gestaltung, wie sie oben bei der letzteren besprochen wurde, und die vor allem in einer in dorsoventraler Richtung sich äußernden Abplattung zutage tritt. Es stellt sich hier eine Asymmetrie des weiteren ein, indem auf Transversalschnitten das Schichtgebilde einen birnförmigen Umriß mit lateralwärts gerichteter Basis besitzt. Die Asymmetrie fand ich jedoch nicht in so ausgesprochener Weise, wie es HEYMONS angibt. Ein weiterer Unterschied besteht insofern, als die große Achse des Schichtgebildes verhältnismäßig kürzer ist als die des Corpus allatum. Es stellen sich hier ferner Besonderheiten ein, die darin gegeben sind, daß sich einmal in der Richtung der Hauptachse zum Teil gewundene Fortsatzbildungen nach vorn und hinten in den plasmatischen Raum erstrecken, das andre Mal in der Richtung

der kleinen Achse und zwar in der Horizontalebene sich eine Strecke weit flügelartige Verschmächtigungen von den Flanken der centralen Bildung erheben; ich komme später auf diese Dinge noch einmal zurück.

Mit der übereinstimmenden Richtung und Form des Schichtgebildes und des Corpus allatum kommt gleichzeitig zum Ausdruck, daß das erstere von einer gleichmäßig breiten Zellschicht umhüllt wird, die nach den Polen zu an Mächtigkeit zunimmt. Zur Feststellung der hier obwaltenden Größenverhältnisse beziehe ich mich auf das älteste von mir untersuchte, in Fig. 3 auf Taf. VIII wiedergegebene Objekt von *Bacillus Rossii*. Das in der Horizontalebene etwa 35 $\mu$ breite Schichtgebilde wird beiderseits von der 32 $\mu$ breiten Plasmaschicht umgeben, welche an beiden Enden des Corpus allatum sich bis etwa 42 $\mu$ ausdehnend, die hier etwa 70 $\mu$ lange Bildung umschließt. Die Schichtmasse ist also halb so lang als breit und wird von einer ansehnlichen Plasmaschicht umhüllt, die hier breiter ist als es Heymons in seinen Figuren darstellt.

Das alveoläre Schichtgebilde selbst ist aus concentrischen Schichten zusammengesetzt, die nur durch die Farbstoffe festhaltenden Schichtgrenzen zutage treten. Bei Anwendung verschiedener Konservierungsflüssigkeiten und Farbstoffe stellen sich diese Grenzen in verschiedener Weise dar. Während in vielen Fällen in einer hyalinen, ungefärbten Grundmasse äußerst schwach hervortretende, concentrische Linien sich einstellen, treten dieselben besonders scharf bei Anwendung von Heidenhains Eisenhämatoxylin und der Zusammenstellung Resorcinfuchsin-Lithioncarmin-Pikrinsäure hervor und lassen hier besondere Einzelheiten erkennen. An Zahl treten fünf Schichtgrenzen bzw. weniger auf, die der Plasmawand dicht anliegend, eine centrale ellipsoide Bildung von nicht unbeträchtlicher Ausdehnung, sie möge als »Centralbildung« bezeichnet werden, von den schmalen peripheren, sich auf Schnitten in gleich breiten Bändern darstellenden Schichten sondern läßt; die letzteren nenne ich »peripheren Schichtkomplex«. Die Größenverhältnisse stellen sich wie folgt dar: Centralbildung:

große Achse 40—44 $\mu$,
kleine Achse 25 $\mu$;

peripherer Schichtkomplex:

Breite { median 3,8 $\mu$, lateral 6,6 $\mu$
oral 13 $\mu$, aboral 15,5 $\mu$.

Der periphere Schichtkomplex ist hiernach auf der medianen Seite ungefähr halb so breit als auf der lateralen, so daß die Schichtgrenzen

dadurch an der ersteren enger aneinander liegen als im übrigen Bereich, wo sie, vornehmlich an den Polen breite Zwischenräume zwischen sich lassen. Die Schichtgrenzen liegen auf der ventralen Fläche ebenso wie auf der medianen enger aneinander, während sie sich auf der dorsalen, wie diese beim Corpus allatum selbst gewölbt ist, mehr voneinander abheben. Die drei inneren Schichtgrenzen zeigen insofern einen Zusammenhang, als sie die Centralbildung in geringem Abstande voneinander fast concentrisch umhüllen, während die beiden äußeren Besonderheiten zeigen, indem sie unter Bildung breiterer Schichten die oben erwähnten achsialen Fortsetzungen und flügelartigen Verschmächtigungen liefern. Die inneren Schichten werden also durch diese besonderen Bildungen in ihrem regelmäßigen Verlauf nicht gestört.

Die einzelnen Schichtgrenzen sind nun, wie geeignete Objekte erkennen lassen, durch Querlinien, welche unter den verschiedensten Winkeln zum Teil auch senkrecht an die Schichtgrenzen ansetzen, miteinander verbunden. Sie liefern das Bild meist länglicher, in ihrer Form unregelmäßiger, zum Teil aber auch sehr regelmäßiger polyedrischer Maschen. Diese stellen nun Durchschnitte von Waben oder Alveolen dar, was dadurch erwiesen ist, daß auf Schnitten, welche die Schichtbildung flächenhaft getroffen haben, die ungefärbte Grundmasse gleichfalls von Maschen durchzogen wird, die hier zum Teil Felder von sehr regelmäßigen Polyedern, z. B. regelmäßigen Sechsecken bilden. Wir haben es also in dem peripheren Schichtkomplex mit einer Bildung zu tun, die aus einer Farbstoffen gegenüber nicht oder zum mindesten nur in geringem Maße aufnahmefähigen Grundsubstanz besteht, die ihrerseits von relativ großen färbbaren Wandungen eines wabigen Gerüstwerkes durchzogen wird. Die letzteren sind offenbar so dünn, daß sie, von der Fläche gesehen, sich als durchsichtig erweisen und nur in ihren Querschnitten erkennbar sind. Dabei ist ferner zu beachten, daß die Waben stets derart angeordnet sind, daß die charakteristische Schichtbildung zustande kommt. Es erscheint so die Bezeichnung »alveoläres Schichtgebilde« gerechtfertigt.

Ich möchte hierzu noch bemerken, daß die eben geschilderten Verhältnisse hinsichtlich des alveolären Aufbaues des peripheren Schichtkomplexes nicht nur den ausgebildeten Zuständen eigen sind, sondern auch bei dem von mir aus dem Ei herauspräparierten, fast ausgebildeten Tiere in ausgezeichneter Weise zutage traten.

Da, wo die Wände der Waben unter verschiedenen Winkeln aneinander stoßen, in den sogenannten Knotenpunkten, finden sich Ansammlungen von färbbarer Substanz, die sich in Körnchen oder flächen-

haften Verbreiterungen darstellen. Durch ihr Auftreten kommt die sehr bemerkenswerte Erscheinung zustande, daß die Schichtgrenzen nicht gleichmäßig starke Linien sind, sondern in unregelmäßiger Weise verdickte Stellen von mehr oder weniger Ausdehnung mit sehr feinen Verbindungslinien alternieren.

Von dem peripheren Schichtkomplex ist die Centralbildung umschlossen. Dieselbe zeigt in ihren Grundzügen Übereinstimmung mit der eben beschriebenen Bildung. Auch hier wird eine ungefärbte oder nur sehr schwach tingierte und zwar noch heller erscheinende Grundsubstanz von feinsten Fäden durchzogen, die in die Bildung eines weitlumigen, wabig-netzartigen Gerüstwerkes eingehen. Die äußerst feinen Wabenwände erheben sich von der innersten Schichtgrenze, zeigen an der Peripherie und an den Polen der Centralbildung ein etwas engmaschigeres Wabenwerk und gehen dann in die weitlumigere Bildung über, um schließlich im Centrum eine sehr dichte Struktur anzunehmen. Es sei noch ergänzend bemerkt, daß in einigen Fällen die centrale Bildung über eine große Erstreckung von den eben beschriebenen Waben frei war. Das, was dieses Gebilde aber von dem peripheren Schichtkomplex unterscheidet, ist die Erscheinung, daß in dem Wabenwerk zahlreiche Körperchen und Körnchen von verschiedener Größe aufgehängt bzw. eingelagert sind. Die größten derselben messen 1 $\mu$. In geringerer Anzahl, wohl drei bis fünf, heben sie sich von den übrigen zahlreichen kleineren Körnchen ab. Der Form nach zeigen sich einmal sehr unregelmäßig ausgezackte Gebilde, das andre Mal an Kristalle erinnernde, regelmäßige Formen von glasigem Aussehen, die sich manchmal kreisrund darstellen. Selbstverständlich handelt es sich hierbei nicht um Kristalle. Zwei solcher größerer Körperchen zeigt z. B. Fig. 4 auf Taf. VIII. In andrer Hinsicht lassen sich weiche, mehr verschwommene Formen, die kaum die Bezeichnung Körnchen verdienen, von scharf umrandeten unterscheiden.

Das, was diese Bildungen vor allem auszeichnet, ist der Unterschied, den sie in ihrem färberischen Verhalten gegenüber den Schichtgrenzen und Wabenwänden zeigen. Bei Anwendung der Farbstoffe Boraxcarmin-Blochmannsche Lösung waren sie ebenso wie das Chromatin der Zellkerne rot gefärbt, während jene sich bläulichgrün von dem schwachgefärbten Untergrunde abhoben. Der gleiche färberische Unterschied zeigt sich auch bei der Benutzung andrer Farbstoffe. In der Anordnung dieser körneligen Bildungen kann eine besondere Gesetzmäßigkeit nicht festgestellt werden. Ein breiter peripherer Belag, der besonders an den beiden Polen des ellipsoiden Centralgebildes eine

mächtige Körnchenansammlung bildet, läßt sich von einem wenig excentrisch gelegenen Körnchenhaufen sondern. In dem übrigen Binnenraum finden sie sich in unregelmäßiger Weise und geringer Menge zerstreut, zum Teil wie Perlen an einer Schnur Verbindungsbrücken vom Centrum zur Peripherie schlagend. Am ausgesprochensten treten diese Bildungen bei älteren Objekten in die Erscheinung, während jüngere Formen infolge verschiedener Schwierigkeiten keinen guten Einblick in die hier obwaltenden Verhältnisse gestatten.

Was das Verhalten des peripheren Schichtkomplexes gegenüber dem plasmatischen Teil des Corpus allatum anbetrifft, so buchtet sich die äußerste dunkle Schichtlinie unter mehr oder weniger spitzen Winkeln in verschiedenem Grade in das Plasma vor. Police hat diese geringfügigen Auszackungen in seiner Fig. 3 gleichfalls angedeutet, ohne im Text darauf einzugehen. Die äußerste Schichtgrenze legt sich jedoch nicht direkt an das Plasma an, sondern wird von ihr durch einen hellen Raum, welcher mit der Grundmasse der Schichten identisch ist, getrennt. Den besten Aufschluß liefern Flächenbilder, auf welchen die Schichtsubstanz die schon oben erwähnten regelmäßigen Polyeder zeigt, die sich als einfache dunkle Linien auf hellem Untergrunde darstellen. Bei veränderter Tubusstellung, bei welcher die dem plasmatischen Teile zugewandten Bezirke schärfer eingestellt werden, kommen die gleichen polyedrischen Figuren zur Anschauung, jedoch mit dem Unterschiede, daß sich jetzt von einer dunklen Fläche die hellen und bedeutend breiteren Grenzlinien der Vielecke abheben. Es macht den Eindruck, als ob die Corpuszellen an ihrem proximalen Ende von den sich in das Plasma erhebenden Fortsetzungen der Wabenwände umfaßt würden und so hier Zellabdrücke vorlägen. In vielen Fällen kann man beobachten, wie das Plasma nach dem Schichtkomplex zu eine sehr feine, zu Vacuolenbildung neigende Beschaffenheit zeigt, was auch Heymons angibt. Inwieweit sich diese vacuolenartigen Bildungen, die den Plasmarand sehr ausgezackt erscheinen lassen, was besonders in Fig. 3 auf Taf. VIII zum Ausdruck kommt, mit den eben beschriebenen hell umrandeten Polygonen in Einklang bringen lassen, kann ich nicht sagen.

Hierher gehören auch die oben erwähnten flügelartigen Verschmächtigungen. Wie Querschnitte durch das Corpus allatum erkennen lassen, läuft die äußerste Schichtgrenze in horizontaler Richtung spitzwinklig zusammen und keilt sich auf Schnitten als eine einheitliche Linie, die am Ende etwas knopfartig verbreitert erscheint, eine Strecke weit in das Plasma ein, beiderseits von einem hellen Saume umgeben, welcher

der Grundsubstanz des Schichtkomplexes entspricht. Die Fortsatzbildungen in der Hauptachse des Gebildes sind dagegen andrer Art. Hier heben sich die beiden äußeren Schichtlinien unter der Bildung weitlumiger Waben von den drei inneren ab und setzen sich als ein zum Teil gewundener Strang, der aus allmählich kleiner werdenden Waben aufgebaut ist, in das Plasma fort.

Bei der Deutung der von mir als alveoläres Schichtgebilde = peripherer Schichtkomplex und Centralbildung voneinander gesonderten Inhaltsmassen der Corpora allata der Phasmatiden möchte ich zunächst auf die Frage nach der Natur dieser Bildungen selbst eingehen. In Übereinstimmung mit DE SINÉTY und POLICE muß ich die Auffassung zurückweisen, daß dieselben chitinöser Natur sein sollen. Beide Autoren haben sich bei der Anwendung verschiedener Chitinfarbstoffe von dem Vorhandensein einer chitinösen Substanz nicht überzeugen können. Für mich spricht einmal das Verhalten der Substanz selbst, das andre Mal dasjenige der ihr angrenzenden Corpuszellen gegen die von HEYMONS vertretene Ansicht. Ein Vergleich mit dem Chitin der äußeren Körperdecke und der Darmintima läßt vornehmlich bei der ersteren und zwar ihrer breiteren inneren, sich gegen die äußere färberisch scharf absetzenden Schicht gleichfalls Schichtungen erkennen, die sich aber wesentlich von derjenigen des Schichtkomplexes unterscheiden. Während bei letzterer die Grundmasse ungefärbt bzw. nur sehr schwach tingiert ist und in breiter Mächtigkeit durch die sehr schmalen Schichtgrenzen voneinander getrennt wird, ist die Chitindecke in ihrer Gesamtheit relativ dunkel gefärbt. Bei stärkerer Vergrößerung gelingt es dann, festzustellen, wie hier das Licht ungleich brechende, dichtere und weniger dichte Schichten miteinander abwechseln, die beide von fast gleicher Breite sind und nie solche unregelmäßigen Bildungen zeigen, wie sie sich in den färbbaren Schichtgrenzen des Schichtkomplexes darstellen.

Wenn es sich überhaupt nicht um eine chitinöse Substanz handelt, so ist noch entschiedener von der Hand zu weisen, daß hier eine Binnenkugel und zum Teil durch Hohlräume voneinander gesonderte Lamellen vorhanden sind. Bei schlechter Konservierung ist besonders bei jüngeren Objekten die gesamte centrale Inhaltsmasse geschrumpft und macht den Eindruck einer Binnenkugel, die aber mit mannigfachen Höckerchen und Zacken besetzt ist. Bei älteren Formen dagegen, vornehmlich da, wo sich im centralen Gebilde deutlich die oben beschriebenen Körnelungen zeigen, kann nie die Vorstellung aufkommen, daß hier ein Chitinkern vorliegt, selbst wenn diese Körnelungen manchmal

centralwärts zusammengehäuft liegen. Schon Police hat richtig erkannt, daß sich ebenfalls keine Lamellen sondern lassen, die Schichten vielmehr vollständig zusammenhängen »als eine von verschiedenen Perioden der Secretion hervorgebrachte Substanz«.

Die die Chitinlamellen trennenden Hohlräume sollen nach Heymons von einer eiweißhaltigen Flüssigkeit erfüllt sein. Wenn eben gezeigt wurde, daß die einzelnen Schichten des alveolären Schichtkomplexes unmittelbar ohne Zwischenräume aufeinander folgen, so läßt sich anderseits feststellen, daß hier keinerlei eiweißhaltige Flüssigkeit vorhanden ist. Diesem Nachweis kommt der glückliche Umstand zu Hilfe, daß die Corpora allata in einer Blutlacune gelegen sind, hier also der unmittelbare Vergleich mit dem Gerinnungsprodukt der eiweißhaltigen Blutflüssigkeit möglich ist. Dieses zeigt nun freilich gleichfalls eine maschige Struktur, jedoch mit dem Unterschiede, daß die Maschen selbst von feinsten Körnchen und Krümelchen gebildet werden, eigentliche Fäden darin fehlen. Solche Bilder kommen in dem Schichtkomplex und der Centralbildung nicht zur Beobachtung. Schließlich läßt sich noch gegen die chitinöse Natur dieser Bildungen ins Feld führen, daß die Matrixschicht chitinogener Zellen unmittelbar unter ihrem Derivat wohl kaum eine so feine, in Vacuolenbildung übergehende Beschaffenheit besitzt, die in Hervorragungen und Zacken zum Ausdruck kommt, wie es hier der Fall ist. Mit der Verneinung des Vorhandenseins einer chitinösen Substanz und jener merkwürdigen Binnenkugel und Chitinlamellen fällt natürlich auch das Gebäude zusammen, das Heymons in so geistreicher Weise aufgebaut hatte, indem er jene Bildungen mit den bei den Häutungen abgeworfenen Chitinkleidern des Insekts in Zusammenhang brachte.

Wenn es ohne weiteres einleuchtend ist, daß die Schichtbildungen jüngeren Datums sind als die Centralbildung und je mehr peripher gelegen, um so später entstanden sind, so ist es doch nicht richtig anzunehmen, daß vor der ersten Häutung nur eine Binnenkugel bzw. die Centralbildung vorhanden ist. Die schon bereits erwähnte, aus dem Ei herauspräparierte Form zeigt die Centralbildung und einen deutlich ausgebildeten, zweischichtigen peripheren Komplex, der in hervorragender Weise das wabige Gerüstwerk des Gebildes erkennen läßt.

Welcher Natur sind nun aber Centralbildung und peripherer Schichtkomplex? Am wahrscheinlichsten erscheint es mir, mit Police an ein Drüsenprodukt zu denken, welches einer Drüse mit innerer und zwar periodenweise erfolgender Secretion entstammt. Dabei stellt vielleicht die innere, aus zarteren und weitlumigeren Waben

aufgebaute Bildung einen inhomogenen, nicht sehr differenzierten Kern dar, der von dem mehr homogenen, differenzierten peripheren Schichten umgeben wird, die färberisch schärfer hervortretend, ein engmaschigeres Gerüstwerk besitzen. Die von den Waben eingeschlossene, im Centrum die glasig aussehenden Körnchen enthaltende Grundmasse macht mir den Eindruck, als ob es sich hier um eine gelatinöse Substanz handelte; irgend einen Nachweis vermag ich natürlich hierfür nicht zu erbringen.

Die eben beschriebenen Bildungen werden von einer aus zahlreichen Zellen bestehenden Plasmaschicht allseitig umgeben. Ein Ausführungsgang ist nicht vorhanden. Bei jüngeren Objekten stellen sich die Zellen in einer einschichtigen Lage dar, eine Erscheinung, die sich bei älteren Formen mehr oder weniger verwischt. Man vergleiche hieraufhin die beiden Fig. 5 und 3 auf Taf. VIII. Auf letzterer keilen sich hier und da einige wenige in den Verband der radiär angeordneten Corpuszellen von der Innenseite her ein. Auch an den Polen scheint eine Mehrschichtigkeit von Zellen vorzuliegen, wenn dieselbe nicht vielleicht dadurch vorgetäuscht wird, daß die einzelnen Zellen hier so schmal und langgestreckt sind, daß ihre Kerne in verschiedene Höhe zu liegen kommen. Die radiäre Anordnung der Zellen wird durch die Ökonomie des Raumes bedingt. Zellgrenzen treten bei geringfügiger Maceration deutlich hervor, indem sich zwischen die einzelnen Zellen schmale Spalten einschieben. Ihrer Form nach sind die Zellen verschiedenartig, zumeist länglich prismatisch, centralwärts wenig zugespitzt und mit ihrer Basis peripher gerichtet.

Die Kerne zeigen in den Zellen vorwiegend eine periphere oder basale Lagerung, die besonders bei jüngeren Objekten wie dem der Fig. 5 auf Taf. VIII am ausgesprochensten in die Erscheinung tritt. Hier liegen sie dann dichtgedrängt nebeneinander. Ältere Formen zeigen diese Erscheinung weniger. Die Kerne sind mehr von der Peripherie fortgerückt, jedoch nur soweit, daß man immer noch von einer basalen Lage sprechen und einen centralwärts gerichteten kernfreien Raum von dem peripheren kernführenden sondern kann. Das Größenverhältnis der Zellen zu den Kernen hat sich im Laufe der Entwicklung zu Ungunsten der letzteren verschoben, so daß die Kerne hier nicht mehr unmittelbar aneinander liegen. In früheren Stadien vielfach kreisrunde Schnittfiguren liefernd, werden sie später unregelmäßig, vorwiegend länglich, nach dem Centrum zu sich verschmälernd und gleichzeitig radiär gerichtet. Im Durchschnitt konnte ich auf Schnitten eine Größe von $8 \times 13\,\mu$ feststellen.

Ausgezeichnet sind die scharf umrandeten Kerne durch den reichlichen Besitz an färbbarer Substanz, ein Umstand, der zusammen mit der dunklen Färbung des Plasmas die Corpora allata in ihrer Gesamtheit viel dunkler erscheinen läßt als die Organe ihrer Nachbarschaft, als Gehirn und Schlundganglien. Dabei ist die Anhäufung der Chromatinkörnchen in den Kernen eine mittelstarke, so daß sie selbst ein scheckiges Aussehen zeigen. Einige Körnchen zeichnen sich vor den andern durch ihre besondere Größe aus. Ob sie als Kernkörperchen zu deuten sind, will ich nicht entscheiden. Sie erfüllen zusammen mit den kleineren Chromatinkörnchen in unregelmäßiger Weise den ganzen, gleichfalls und zwar diffus gefärbten Kernraum, zum Teil der Peripherie desselben sich anlagernd.

Mit zunehmendem Alter tritt eine Zellvermehrung ein, wie Kernbilder zeigen, die offenbar Teilungszustände vorstellen. Während die Mehrzahl der Kerne eine deutliche Sonderung in chromatische Elemente zeigt, lassen einige hier und da zerstreut liegende Kerne eine solche vermissen. Sie stellen sich als ungleichmäßig dunkelgefärbte, unscharf gegen ihre Umgebung sich abhebende Gebilde dar, welche vielfach paarig einander derart gegenüberliegen, daß sie, wenig gebogen ihre concaven Seiten einander zuwenden. Es lassen sich verschiedene Formzustände derselben feststellen, einmal langgestreckte, stabförmige Gebilde, das andre Mal mit den gewöhnlichen Kernen in der Form übereinstimmende Bildungen. Bei günstigen Objekten machte es mir den Eindruck, als ob sich zwischen den beiden, ein solches Kernpaar bildenden Bestandteilen feinste Fäden verbindend ausspannen, zum mindesten ließ sich mit Sicherheit eine charakteristische Einziehung zwischen ihnen beobachten. Es würde hiernach bei den Phasmatiden das umgekehrte Verhalten vorliegen, wie es Bürger bei *Chalicodoma muraria* beobachtete, wo sich mit zunehmendem Alter keine Zellvermehrung, sondern eine Zellvergrößerung konstatieren ließ.

Was den plasmatischen Teil der Zellen anbetrifft, so habe ich schon oben von demselben ausgesagt, daß seine central gerichteten Bestandteile vacuolisiert sind. In seiner Gesamtheit zeigt das Plasma eine körnelige Beschaffenheit. Eine Differenzierung läßt sich hier insofern feststellen, als dasselbe in der unmittelbaren Umrahmung des Schichtgebildes eine dunklere Färbung, in einiger Entfernung davon eine hellere zeigt. Die dunkle Zone, die in Fig. 5 auf Taf. VIII gut zutage tritt, setzt sich scharf gegen das übrige Plasma ab, besitzt eine ausgesprochen radiäre Anordnung ihrer Elemente und zeigt eine dichtere, mehr granulierte Struktur, während das übrige den kernfreien Raum

erfüllende Plasma, vornehmlich nach den Polen zu aus lockeren, äußerst feinen Fäden zu bestehen scheint. Diese Bildungen lassen sich aber keineswegs als Nervenfasern ansprechen.

Ein Vergleich des feineren Baues der Corpora allata mit demjenigen der Ganglien des Schlundnervensystems läßt abgesehen von dem alveolären Schichtkomplex der ersteren, zwischen beiden Unterschiede erkennen, die einmal in der Ausbildung der plasmatischen Substanz, das andre Mal in der Anordnung, Form und Größe der Kerne zum Ausdruck kommt. Auf der einen Seite stehen die kleinen und runden Gehirnkerne, die durch den Besitz eines gleichmäßig verteilten, sehr feinkörnigen Chromatins ausgezeichnet sind, diejenigen der Pharyngealganglien, die eine zarte Kernmembran besitzen und deren chromatische Elemente central und peripher gelagert sind und eine hellere, chromatinärmere Zone dazwischen lassen, die des Occipitalganglions, in denen eine Kernmembran zu fehlen scheint, die sich daher nur durch ihre ungleich großen Chromatinkörner von der Grundmasse abheben, auf der andern die großen Corpuskerne, die eine scharf sich abhebende, dunkelgefärbte Membran besitzen und deren nicht sehr deutlich voneinander gesonderte chromatische Bestandteile dicht gedrängt liegen.

Es würde mir schließlich noch übrig bleiben, kurz auf den Bau der Pharyngealganglien einzugehen. Dieselben zeigen eine von weiten Maschen gebildete, schaumige Struktur, während die unpaaren Ganglien wie das Gehirn in ihrer Gesamtheit einen mehr kompakteren Bau besitzen. Ihre Kerne sind vorwiegend dorsal- und lateralwärts gelagert, nehmen aber besonders den vorderen verschmälerten Teil des Ganglions ein. Sie verteilen sich aber auch innerhalb desselben und trennen hier zwei Bestandteile voneinander, nämlich eine dichtere, faserig körnelige Substanz, die zum Teil aus der Auflösung des Pharyngealnerven hervorgegangen ist und medianwärts der Aorta anliegt, von einer aus sehr zarten, weitlumigen Maschen gebildeten Masse, welche in Form eines breiten Stranges den hinteren mächtigeren Teil der Ganglien lateralwärts durchzieht.

Außer bei den Phasmatiden konnte ich die Corpora allata folgender Orthopteren beobachten:

Dermaptera, Forficulidae:
*Forficula auricularia* L.
Blattodea, Blattidae:
*Stylopyga* (*Periplaneta*) *orientalis* L.,
*Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica* L.

Saltatoria, Acridiidae:

*Stenobothrus* spec.

Locustidae:

Eine in den Gewächshäusern des botanischen Gartens Göttingen gesammelte, brasilianische, nicht näher bestimmte Art.

Gryllidae:

*Gryllus domesticus* L.

Ich will hier nur einige wenige Mitteilungen über die Corpora allata dieser Formen machen, während ich mir ihre eingehendere Darstellung für später vorbehalte.

Die in Rede stehenden Organe treten mit Ausnahme von *Forficula auricularia* in paariger Ausbildung auf. Zumeist im Kopf gelegen, zeigen sie in ihren topographischen Beziehungen im allgemeinen Übereinstimmung mit den eben dargestellten Phasmatiden bzw. den gleich näher zu betrachtenden übrigen Insektenformen, wenn sich auch hier und da speziellere Abweichungen einstellen. Hervorgehoben sei, daß sie sich stets symmetrisch zumeist in einiger Entfernung hinter den Pharyngealganglien befinden und mit diesen durch einen längeren bzw. kürzeren Nervus Corporis allati in Verbindung stehen.

Von wechselnder, aber vorwiegend ansehnlicher Größe besitzen sie durchweg einfache Formverhältnisse.

Was ihren inneren Bau anbetrifft, so ist eine dem alveolären Schichtkomplex der Phasmatiden gleichzusetzende Bildung bei ihnen nicht vorhanden. Sie stellen sich vielmehr in Organen dar, die aus einem einfachen Zellhaufen zusammengesetzt sind. Was sie besonders auszeichnet, ist ihr Zell- bzw. Kernreichtum, die gleichmäßige Verteilung derselben, das Fehlen von Zellgrenzen, die intensiv dunkle Färbung der Grundsubstanz und der Kerne, die Größe und der Chromatinreichtum der letzteren, Charaktere, durch die sie sich mehr oder weniger von den Schlundganglien, speziell den Pharyngealganglien unterscheiden. Was schließlich die Beobachtung einer Innervation der Speicheldrüsen von Seiten der hinteren paarigen Eingeweideganglien = den Corpora allata anbetrifft, so macht es bei oberflächlicher Betrachtung in der Tat z. B. bei den Blattiden und Locustiden den Eindruck, als ob die Corpora allata Nerven entsenden. Wenn ich auch erst durch eingehendere Untersuchungen dieser Verhältnisse eine definitive Lösung dieser Frage zu bringen hoffe, so glaube ich doch, nach dem, was ich bis jetzt beobachten konnte, mitteilen zu können, daß es sich hier offenbar um einen von den Pharyngealganglien ausgehenden und an den Corpora allata unmittelbar vorüberziehenden

Nerven handelt, die in Rede stehenden Organe also bei allen Orthopteren nicht als Innervationscentren, d. h. als Ganglien angesprochen werden können.

Die Corpora allata dieser Formen haben in den Fig. 1, 2 und 6 auf Taf. VIII eine Wiedergabe gefunden, von denen die erste einen Median- bzw. Paramedianschnitt durch den Kopf von *Forficula auricularia*, die beiden andern Horizontalschnitte durch die Umgebung der Corpora allata von *Phyllodromia germanica* und *Stenobothrus* spec. darstellen.

### *Plecoptera.*

Perlidae:

*Perla maxima* Scop.

Die mir hier vorliegende Form soll gleichfalls nachträglich eine ausführliche Behandlung erfahren. Die paarigen Corpora allata sind von ansehnlicher Größe, liegen im Kopfbereich in geringer Entfernung von den Pharyngealganglien und sind mit diesen je durch einen Nervus Corporis allati verbunden.

### *Coleoptera.*

Polyphaga, Diversicornia, Cantharidae (Malacodermata):

*Rhagonycha melanura* Fabr.

Diese Form besitzt paarige Corpora allata. Dieselben liegen, obwohl das Gehirn den vorderen Kopfabschnitt einnimmt, im Bereich des Thorax, und zwar ventral zu beiden Seiten des Oesophagus, gleichzeitig dorsal über dem vorderen Teil des ersten Bauchganglions. Gleichfalls im Thorax, unmittelbar vor ihnen, an den Seiten des Darmes befinden sich die paarigen Pharyngealganglien, deren Hinterflächen mit den Corpora allata in Berührung treten. Diese Ganglien, die also bei dieser Form keine Beziehung zur Aorta zeigen, stehen entsprechend ihrer vom Gehirn entfernten Lage je durch einen langen, geradlinig verlaufenden Nerven, Nervus pharyngealis mit demselben in Connex. Da, wo an den hinteren Umfang des Gehirns beiderseits eine Trachee herantritt, nimmt dieser Nerv seinen Ursprung. Vom Schlundnervensystem findet sich bei dieser Form nur noch das im vorderen Kopfbereich median über dem Darm gelegene, ansehnliche Frontalganglion mit seinen paarigen Wurzeln und dem von ihm ausgehenden, unpaaren rücklaufenden Nerven. Ich habe mich nicht davon überzeugen können, daß in seinem Verlaufe eine ganglionäre Anschwellung eingeschaltet wäre, die als Occipitalganglion gedeutet werden könnte. Statt dessen entsendet der Nervus recurrens, der gleich beim Verlassen des Kopfes

sich auf die eine Seitenwand des Darmes herabsenkt, eine Erscheinung, die Holste auch bei *Dytiscus marginalis* feststellen konnte, beiderseits feine, ihm eine Strecke weit parallel laufende Äste, von denen sich der eine auf die dorsale Mitte des Darmrohres begibt und ungefähr zwischen den beiden paarigen Schlundganglien, also an einer Stelle, wo das Occipitalganglion zu suchen wäre, in äußerst feine ganglionöse Bildungen und Verzweigungen eingeht. Irgend welche Verbindungen zwischen den unpaaren Bestandteilen des Schlundnervensystems einerseits und den paarigen und den Corpora allata anderseits sind nicht vorhanden.

Zwei von hinten kommende, zu beiden Seiten des Darmes verlaufende Tracheenstämme stehen gleichfalls in topographischer Beziehung zu den Corpora allata und den paarigen Schlundganglien. In einer Gabel, die jeder dieser Stämme bildet, indem er einen Tracheenast nach vorn oben entsendet, liegt das Corpus allatum, auf der einen Seite der ventral-lateralen Wand des Stammes angelagert, nahe der Gabelungsstelle, auf der andern in einiger Entfernung von ihr. Es läßt sich also eine geringe Asymmetrie zwischen der Lage der Corpora allata und der Tracheen der beiden Körperhälften feststellen. Die Frage, welcher der beiden Bestandteile, ob der in Frage stehende Körper oder der Gabelungspunkt der Trachee zu seinem Partner asymmetrisch liegt, läßt sich dahin entscheiden, daß dies wohl von den Corpora allata gilt, und zwar liegt das der linken Körperhälfte weiter vorn als das der andern, eine Erscheinung, die auch in der Fig. 7 auf Taf. IX zum Ausdruck kommt. Ob diese Asymmetrie einer Gesetzmäßigkeit unterworfen ist, vermag ich aus Mangel an geeignetem Material nicht zu entscheiden.

Die hier vorhandene asymmetrische Lage der Corpora allata unterscheidet sich von derjenigen, welche bei den Phasmatiden zur Beobachtung kam, dadurch, daß sie zusammenfällt mit einer gleichen asymmetrischen Lage der Pharyngealganglien, während bei jenen die Ganglien eine Symmetrie und nur die Corpora allata eine Asymmetrie der Lage aufweisen. Bei den Phasmatiden liegt also das ausschlaggebende Moment für die asymmetrische Lage in den Corpora allata selbst, hier dagegen in Verhältnissen des paarigen Schlundnervensystems. Die ungleiche Lage von Corpora allata und Tracheenstämmen der beiden Körperhälften bringt es mit sich, daß die sehr feinen Tracheen, welche dem unteren Tracheenstamme entspringend, die Versorgung der in Frage stehenden Körper und der Pharyngealganglien übernehmen, indem sie in zwei feinen Röhrchen sich auf beide Organe

da auflegen, wo diese aneinander stoßen, ungleiche Ursprungsstelle, Form und Länge zeigen. Diese Tracheenröhrchen sind durch den Besitz länglich schmaler, dunkel gefärbter Kerne ausgezeichnet, deren Längsdurchmesser etwa gleich dem Zwei- bis Dreifachen desjenigen der Corpuskerne ist. Der untere Tracheenstamm zeigt nun noch die bemerkenswerte Erscheinung, daß er in gerader Linie zwischen Darm und Pharyngealnerven sich erstreckend, das Pharyngealganglion derart durchsetzt, daß dieses die Form eines wenig schräg liegenden Ringes zeigt, zu dessen ventralem Teil der Nerv hinzutritt. In geringer Entfernung von den Corpora allata ziehen lateralwärts dorsoventrale Muskelbündel vorüber. Gleichweit von der Körpermediane entfernt, liegen sie selbst um das Doppelte der Darmbreite auseinander. Die hier geschilderten topographischen Verhältnisse der Corpora allata sind zum großen Teil aus der einen Horizontalschnitt darstellenden Fig. 7 auf Taf. IX zu ersehen.

Ihrer äußeren Form nach sind die Corpora allata asymmetrisch. Auf Horizontalschnitten liefern sie Bilder, die in charakteristischer Weise an Schnitte durch eine Niere erinnern. Die größte Achse der Corpora allata, die gleichzeitig ihre Breitenausdehnung darstellt, steht in der Horizontalebene senkrecht auf der Körperachse. Mit ihrer fast ebenen Vorderfläche, die in der Mitte eine Einziehung mit einem eintretenden Nerven, einen charakteristischen Hilus bildet, grenzt das Corpus allatum an die Hinterfläche des Pharyngealganglions in dessen ventral-lateralem Bereiche an. Die frei hervorragende Corpusfläche buchtet sich besonders in der Querrichtung des Körpers vor, so daß die Bildung eines breiten lateralwärts gerichteten und eines verschmälerten medianen Poles zustande kommt. Durch diese Bildung setzt sich das Corpus allatum auf Schnitten durch einen einspringenden Winkel gegen das Ganglion ab, eine Erscheinung, die ins Körperliche übertragen, beide Gebilde durch eine einschnürende Furche voneinander sondern läßt.

Die an den Corpora allata gemessenen Größenverhältnisse sind in der Längsrichtung des Körpers etwa 50 $\mu$, in der Breite gleich der größten Achse 65 $\mu$ und in der Höhe 53 $\mu$. Die Corpora allata sind hiernach weder absolut genommen noch in bezug auf die Pharyngealganglien groß, stehen den letzteren, deren größter Durchmesser um etwa 75 $\mu$ schwankt, nicht wenig an Größe nach.

Was die Begrenzung der Corpora allata anbetrifft, so ist dieselbe zunächst nach den freien Flächen scharf. Auch gegen das Pharyngealganglion, von dem sich das in Frage stehende Gebilde vor allem durch

seine dunkle Färbung gut abhebt, ist es durch einen feinen, hell erscheinenden Spalt überall abgegrenzt. Es läßt sich jedoch nicht entscheiden, ob dieser schmale Spalt auch im lebenden Zustande vorhanden ist, oder ob hier nicht vielmehr beide Organe unmittelbar aneinander stoßen.

Aus den Corpora allata entspringende und irgend welche Nachbarorgane innervierende Nervenfasern konnten hier wie auch bei den übrigen, von mir untersuchten Coleopteren nicht festgestellt werden.

Eine das Corpus allatum umschließende Hülle ist vor allem da, wo sich auf Schnitten der einspringende Winkel zwischen ihm und dem Ganglion einschiebt, deutlich sichtbar. Während sie hier etwas breiter ist und mit der Hülle des Pharyngealganglions offenbar im Zusammenhang steht, daher nichts andres als eine Fortsetzung des Perineuriums desselben darstellt, ist sie auf der übrigen Fläche ziemlich schmal und stellt sich nur als eine helle, dunkel umrandete Linie dar. Zellkerne, welche als ihr zugehörig gedeutet werden könnten, habe ich nicht gefunden. Der das Ganglion und Corpus allatum voneinander trennende schmale Spalt entbehrt einer Hülle, so daß hier beide Gebilde ihre freien Oberflächen einander zuwenden.

Hinsichtlich seines feineren Baues stellt das Corpus allatum dieser Form ein kompaktes Gebilde dar. Die durch ihre Kerne hervortretenden Zellen zeigen eine bestimmte Anordnung, indem unmittelbar unter der die freie Außenfläche deckenden Hülle eine Schicht dicht gedrängter Kerne liegt. Sie umfassen eine in mehr oder weniger deutlicher Weise hervortretende, kernfreie Zone bis zu 10 $\mu$ Breite, welche der Außenfläche parallel läuft und nur hier und da durch das Vorhandensein weniger Kerne überbrückt wird. Unter der dem Pharyngealganglion zugewandten Fläche findet sich eine solche Anordnung von Kernen nicht. Hier sind dieselben in Übereinstimmung mit denen des centralen Raumes unregelmäßig verteilt, einmal zu mehreren dicht nebeneinander liegend, das andre Mal größere Zwischenräume zwischen sich lassend. Die auf einem Schnitt durch das Gebilde getroffenen Kerne sind sehr zahlreich. Ihre meist kreisrunden Schnittflächen besitzen im Durchschnitt einen Durchmesser von 5 $\mu$, eine Größe, die nur von sehr wenigen Kernen über- bzw. unterschritten wird. Der Kern selbst zeigt eine deutliche Kernmembran. Seine chromatischen Elemente bestehen aus einem feinen Fadenwerk, welches den Kern durchspannt, aus einem oder zwei Kernkörperchen, welche sich durch ihre Größe und unregelmäßige Form auszeichnen und sich zumeist der Kernmembran anschmiegen, sowie aus zahlreichen ungleich großen Chro-

matinkörnchen von verschiedener Form, welche sich wie die Nucleoli intensiv färben und gleichfalls eine periphere Lage im Kern bevorzugen. Hierdurch erscheint der Kern selbst ziemlich hell. Sind zwei Kernkörperchen vorhanden, so liegen dieselben vielfach peripher einander gegenüber; es kommen aber auch central befindliche Nucleoli zur Beobachtung.

Bei dieser Form lassen sich irgend welche Zellgrenzen in der Grundsubstanz nicht feststellen. Die letztere ist vor allem durch ihre dunkle Färbbarkeit ausgezeichnet, die sich besonders in der Umgebung der Kerne häufig als ein diese umschließender Hof einstellt. Durch diese Erscheinung hebt sich auch die periphere, Kerne enthaltende Zone deutlich von dem centralen kernärmeren und dadurch helleren Bezirk ab. Die Grundsubstanz selbst zeigt eine körnelig flockige Beschaffenheit. Besondere Einzelheiten lassen sich jedoch kaum erkennen. Immerhin heben sich unscharf körnelige Massen sowie aus solchen zusammengesetzte Linienzüge, teilweise derart angeordnet, daß sie die Begrenzung von kleinen wabenartigen Hohlräumen bilden, von dem helleren Untergrunde ab.

Ein feiner, vom Pharyngealganglion zum Corpus allatum zu verfolgender Nervenfaserzug, Nervus Corporis allati, der in den Hilus eintretend, beide miteinander in Beziehung setzt, macht es wünschenswert, den Bau des Pharyngealganglions und speziell das Verhalten des Pharyngealnerven zu demselben zu studieren. In diesem Ganglion lassen sich den Kernen nach zweierlei Zellelemente unterscheiden. Die peripher gelagerten zeigen einige Ähnlichkeit mit denen des Corpus allatum und können als die eigentlichen Ganglienzellkerne betrachtet werden. Centralwärts, zum Teil sich aber auch zur Peripherie vordrängend, liegen kleinere, längliche und dunkel gefärbte Kerne, welche mit denjenigen übereinstimmen, die im Nerven vorkommen. Sie zeigen seinen Verlauf im Ganglion an und seien als »kleine Nervenkerne« bezeichnet. Der auf Horizontalschnitten etwa 12 $\mu$ breite Nerv nimmt nach seinem Eintritt in das Ganglion an Ausdehnung zu, verbreitert sich besonders in seiner Mitte und schiebt sich an verschiedenen Stellen bis zur Peripherie vor, so daß er die eigentlichen Ganglienzellen in abgesonderte periphere Bezirke trennt. Wie sich feststellen läßt, tritt diese Fasermasse auch unmittelbar an den das Ganglion vom Corpus allatum trennenden Spalt heran. Hier sondert sich, wie in einer Düte von kleinen Nervenkernen steckend, ein kurzer peripher, d. h. parallel dem Spalt verlaufender, feiner fibrillärer Faserzug ab, welcher plötzlich umbiegend, den letzteren senkrecht überbrückt und durch den

Hilus in das Corpus allatum eintritt. Der etwa 3 $\mu$ breite Nerv erfährt im Corpus allatum eine geringe Verbreiterung. Sein ganzer, schwach sförmiger Verlauf läßt sich nicht ganz bis zur Hälfte der Längsrichtung des fraglichen Körpers verfolgen. Seine Begrenzung bilden Corpuszellen bzw. -kerne. Er selbst zeigt im Gegensatz zu der Fasermasse des Pharyngealganglions und des gleichen Nerven keine kleinen Nervenkerne und unterscheidet sich von einem typischen Nerven durch das Fehlen eines Perineuriums. Es unterliegt dennoch keinem Zweifel, daß hier eine Innervation der Corpora allata vorliegt, um so mehr, als das Fehlen des Perineuriums darin seinen Grund findet, daß beide Organe von einer gemeinsamen Hülle umschlossen werden, der Nerv daher nicht frei zutage tritt. Ich verweise dieserhalb besonders auf die bei der Larve von *Tenebrio molitor* gemachten Beobachtungen.

Die Frage nach der funktionellen Bedeutung der Corpora allata läßt sich schwer aus ihren Lagebeziehungen bzw. ihrem inneren Bau beantworten. Daß sie eine Bedeutung für das Leben des Käfers besitzen müssen, bezeugt ihre Innervierung durch den eintretenden Nervus Corporis allati von Seiten des Pharyngealganglions. Anderseits hat die Untersuchung an allen, von mir beobachteten Käfern gezeigt, daß sie nicht als innervierende Organe aufgefaßt werden können, da von den Corpora allata ausgehende Nerven nicht vorhanden sind. Es handelt sich daher bei den in Rede stehenden Körpern nicht um Ganglien, was auch aus der granulierten Struktur und dunklen Färbung der Grundsubstanz und der Kerne sowie aus der Verteilung der letzteren hervorgeht. Ich bin geneigt, sie auch hier als Drüsen und zwar wegen Mangels eines Ausführungsganges als solche mit innerer Secretion anzusprechen, wozu mich ihr ganzes Habitusbild auf Schnitten sowie besonders das Verhalten dieser Organe bei den gleich näher zu betrachtenden Tenebrioniden bestimmt.

### *Lampyris splendidula* L.

Es beansprucht ein gewisses Interesse, festzustellen, ob sich bei zwei einander nahe stehenden Formen wie *Lampyris splendidula* und *Rhagonycha melanura* Unterschiede in den topographischen Verhältnissen, wie sie hier zur Darstellung kommen, einstellen oder nicht. Wenn auch äußerlich, z. B. in der Form des Kopfes und speziell in der Stellung der Augen Verschiedenheiten bei beiden Formen obwalten, so lassen sich solche in der gegenseitigen Lage der inneren Organe nicht ohne weiteres annehmen. Hinsichtlich der Topographie der Corpora allata zeigt sich jedoch, daß sich bei dieser Form Unterschiede gegenüber der

andern einstellen. Während sich nämlich die fraglichen Gebilde bei *Rhagonycha melanura* im Thorax befinden, sind sie beim Leuchtkäfer um ein beträchtliches Stück nach vorn verschoben, so daß sie an der Übergangsstelle vom Kopf zum Thorax, also im Halsabschnitt liegen. Damit werden sie mit dem Unterschlundganglion auf gleichen Transversalschnitten getroffen. In dorsoventraler Richtung haben sie ebenfalls ihre Lage, wenn auch nur wenig verändert, indem sie sich neben den Seitenwänden des Oesophagus befinden. Zu den paarigen Schlundganglien, die auch hier keine Beziehung zur Aorta aufweisen, ist ihre Lage indessen unverändert geblieben. Diese befinden sich also unmittelbar oralwärts vor ihnen, in breiter Mächtigkeit ihre Vorderflächen umfassend, und sind durch die etwa 0,15 mm langen Nervi pharyngeales, die bei *Rhagonycha melanura* dagegen mehr als dreimal so lang sind, mit den entsprechenden Hirnabschnitten verbunden. Es ist augenscheinlich, daß diese Lageveränderung der paarigen Schlundganglien, mit denen die Corpora allata unmittelbar verbunden sind, gleichzeitig die der letzteren bedingt hat. Eine weitere Abweichung gegenüber den Erscheinungen bei *Rhagonycha melanura* zeigt das Schlundnervensystem insofern, als neben dem in der Mediane im vorderen Kopfabschnitt gelegenen, mächtig entwickelten, länglichen Frontalganglion hier ein typisch ausgebildetes Ganglion occipitale vorhanden ist. Dieser etwas kleinere Knoten, welcher der seitlichen Lage des Nervus recurrens folgend, ebenfalls aus der Medianebene auf eine Seite verschoben ist, findet sich auf Horizontalschnitten direkt zwischen den beiden Pharyngealganglien, dem Gehirn um weniges näher gerückt wie diese. Verbindungen der unpaaren Elemente des Schlundnervensystems mit den paarigen bzw. den Corpora allata lassen sich auch hier nicht nachweisen.

Ein besonderes Interesse beanspruchen die topographischen Beziehungen, die zwischen dem Tracheensystem und den Corpora allata bzw. den Pharyngealganglien, die ja beide bei diesen Betrachtungen als ein Körper aufgefaßt werden können, bestehen. Sie mögen eine eingehendere Darstellung finden. Durch den Hals treten jederseits in den Kopf zwei Tracheenstämme ein, die anfangs im Thorax nebeneinander liegend, sich in ihrem weiteren Verlauf als ein dorsaler und ein ventraler Stamm voneinander sondern lassen. Der erstere biegt, nachdem er eine Strecke weit in den hinter dem Gehirn gelegenen Raum des Kopfes vorgedrungen ist, nach den Seiten zu und begibt sich in schräg abwärts gerichtetem Verlaufe in das Bereich der Augen. Der ventrale Stamm gabelt sich im hinteren Kopfabschnitt in zwei Äste,

von denen der eine, die ursprünglich ventrale Lage beibehaltend, sich zu den Mundteilen wendet, während der andre an der Hinterfläche des Gehirns emporsteigt. Die Untersuchung hat nun ergeben, daß die gegenseitige Lage dieser Tracheenstämme zu den beiden Organen nicht bestimmt und unveränderlich ist, sondern sowohl bei verschiedenen Objekten als auch auf beiden Körperhälften ein und desselben Tieres einem Wechsel unterworfen sein kann.

Was zunächst die ventrale Trachee anbetrifft, so besitzt dieselbe in ihrer Gabelungsstelle einen fixierten Punkt. Während sich nun in einigen Fällen die in Rede stehenden Organe auf beiden Seiten in gleicher Weise entfernt von den Tracheen befinden, verhalten sie sich bei andern Objekten in dieser Hinsicht ungleich. Auf der einen Seite lag z. B. das Corpus allatum direkt an dem Gabelungspunkt zwischen den beiden Zinken oder nahe demselben, aber außerhalb der Gabel an dem aufsteigenden Tracheenast, auf der andern dagegen befanden sie sich in gewisser Entfernung voneinander. Der ventral aufsteigende Tracheenast, der sich stets unterhalb der beiden Organe befindet, ist in seinem Verlauf insofern Schwankungen unterworfen, als er sich einmal direkt unter ihnen, das andre Mal etwas lateral-, ein drittes Mal etwas medianwärts verschoben befindet. Er zeigt auch insofern ein ungleiches Verhalten, als er in gewissen Fällen stets in einiger Entfernung von den Organen bleibt, in andern dagegen in direkte Berührung zu ihnen tritt. Hinsichtlich der lateralwärts sich zu ihrem Bestimmungsort herabsenkenden Strecke des dorsalen Tracheenstammes läßt sich feststellen, daß sich dieselbe zumeist in angemessener Entfernung von den beiden Körpern befindet; in einigen Fällen jedoch kam es zwischen beiden und zwar nur auf einer Körperhälfte zu einer unmittelbaren Berührung, während sie auf der andern sich nur einander näherten. Besonders in diesem letzteren Falle läßt sich die Frage, welche der beiden Komponenten bei dieser gegenseitig wechselnden Lage als die veränderliche zu betrachten ist, dahin entscheiden, daß der Verlauf der Tracheenstämme ein variabler ist.

Es sei noch ergänzend hinzugefügt, daß der Gabelungspunkt der ventralen Trachee dem bei *Rhagonycha melanura* beschriebenen entspricht, der dort gleichfalls in topographischer Beziehung zu den Corpora allata steht. Während derselbe aber bei *Lampyris splendidula* gleichfalls im Halsabschnitt gelegen ist, befindet er sich bei der andern Form im Thorax; die relative Lage der Tracheen zu den Corpora allata hat also bei beiden Formen keine Änderung erfahren, statt dessen ist der vorhandene Lageunterschied durch die ungleiche Länge der einzelnen

Tracheenstämme bzw. -äste ausgeglichen worden. Auch hier tritt eine feine Trachee an das Corpus allatum und Pharyngealganglion da heran, wo beide Organe miteinander in Berührung treten. Sie zeigt längliche charakteristische Tracheenkerne. Wenn ich bei *Rhagonycha melanura* nichts über einen variablen Verlauf der Tracheenstämme berichtet habe, so liegt das daran, daß mir dort nur eine einwandfreie Schnittserie zur Verfügung stand.

Die Muskelbündel, die bei *Rhagonycha melanura* in ihrer Hauptmasse seitlich vor den Corpora allata lagen, sind ihnen beim Leuchtkäfer nur noch mit ihren vorderen Elementen benachbart, indem sie ihre Lage unverändert beibehalten haben. Zwischen beiden schiebt sich je ein schmales Fettkörperband in wenig schrägem Verlaufe von vorn nach hinten hindurch, welches die lateralen Flanken der Corpora allata und Pharyngealganglien zum Teil einnimmt.

Ihre wenig asymmetrische, am ehesten einem mit seiner Hauptachse zu der des Körpers senkrecht stehenden Ellipsoid vergleichbare Gestalt ähnelt derjenigen der vorigen Form. Das Pharyngealganglion, welches hier noch mächtiger ist, umfaßt das ganze vordere Bereich des Corpus allatum. Eine begrenzende Furche zwischen beiden kommt dadurch nicht zur Ausgestaltung, daß das Pharyngealganglion durch eine wallartige Hervorragung diesen Raum ausfüllt. Der in Frage stehende Körper und das Schlundganglion stoßen daher nicht in ebener Fläche aneinander, der abgerundeten Corpusfläche setzt sich das Ganglion vielmehr kappenartig auf. Nicht sehr deutlich erkennbar, ist auch hier ein Hilus vorhanden, durch welchen die aus dem Pharyngealganglion hervorgehenden Nervenfasern in das Corpus allatum eintreten. Hinsichtlich ihrer Richtung liegen die Corpora allata derart hinter den Schlundganglien, daß sie an die hintere Seitenfläche derselben angrenzen, ihre großen Achsen sich daher in ihren vorderen Verlängerungen schneiden. Infolgedessen liegen die beiden Corpora allata weiter auseinander als die Pharyngealganglien, die selbst um mehr als Darmbreite voneinander entfernt sind.

Bezüglich der obwaltenden Größenverhältnisse habe ich auch die Maße der Ganglien des Schlundnervensystems festgestellt. Ich möchte sie, um ein anschauliches Bild zu geben, gleichfalls hier mitteilen:

| | Länge | Breite | Höhe |
|---|---|---|---|
| Frontalganglion . . . . . | 110 $\mu$ | 52 $\mu$ | 52 $\mu$ |
| Occipitalganglion. . . . . | etwa 44 $\mu$ | 27,5 $\mu$ | 27,5 $\mu$ |
| Pharyngealganglien . . . . . | 46—68 $\mu$ | 58 $\mu$ | etwa 45 $\mu$ |
| Corpora allata . . . . . | 44 $\mu$ | 51 $\mu$ | etwa 45 $\mu$ |

Wie aus den obigen Zahlen zu ersehen ist, sind die Corpora allata Organe von geringer Größe, die zugleich noch etwas kleiner sind als die Pharyngealganglien. Charakteristisch ist dann noch die regelmäßige Spindelform von Frontal- und Occipitalganglion im Gegensatz zu den paarigen Schlundganglien, welche Körper mit drei ungleich langen Achsen darstellen, eine Formerscheinung, die im Einklang mit dem sonstigen abweichenden Verhalten dieser Ganglien mit dafür spricht, daß ihnen eine besondere Stellung unter den Ganglien des Schlundnervensystems einzuräumen ist.

Die Corpora allata heben sich zumeist durch ihre dunkle Färbung deutlich von den vor ihnen liegenden Pharyngealganglien ab; bei Anwendung gewisser Farbstoffe jedoch, wie z. B. der Zusammenstellung Lithioncarmin-Pikrinsäure tritt dieser Unterschied weniger scharf zutage. Eine das Organ umschließende Hülle, sowie Hüllkerne habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können.

Auch hier findet eine durch das Corpus allatum bedingte Innervation andrer Organe nicht statt. Wenn es in einem Falle anfangs den Anschein erweckte, als ob das Corpus allatum in der Tat zwei Nerven entsende, die sich längs zweier Tracheen verfolgen ließen, so ergab die nähere Untersuchung, daß es sich hier um einen den Flanken des Unterschlundganglions jederseits entspringenden, langen Nerven handelt, der gerade da, wo der oben erwähnte dorsale Tracheenstamm das Corpus allatum berührt, zwischen beiden verlaufend, sich dem in Rede stehenden Organ so innig anschmiegt, daß er für zwei aus ihm hervorgehende Nerven gehalten werden könnte. Ganz abgesehen davon hätte er allerdings aus einer centralen fibrillären Masse des Corpus allatum hervorkommen müssen, die selbst nicht vorhanden ist.

Dem kompakten Gebilde verleihen die zahlreichen Zellkerne auf Schnitten sein charakteristisches Aussehen. Von verschiedener, zumeist länglich runder Form mit einem Durchmesser von durchschnittlich 5 $\mu$ zeigen sie unter Bevorzugung der peripheren Bezirke eine sonst regellose Verteilung. Die einzelnen Kerne besitzen eine deutliche, sich dunkel abhebende Kernmembran. Ihre sehr zahlreichen, ungleich großen chromatischen Elemente stellen sich in unregelmäßig verteilten, durch feinste Fäden untereinander verbundenen Körnchen dar, die sich durch ihre intensive Färbbarkeit auszeichnen. Im Vergleich zu den fast kugelrunden Ganglienzellkernen des Pharyngealganglions, die ihnen an Größe gleich sind, werden die Corpuskerne durch die dunklere Färbung ihrer Umrandung und ihrer Chromatinkörner wie überhaupt

durch schärfere Hervorhebung ihrer färbbaren Bestandteile charakterisiert.

Die Grundmasse, in welcher Zellgrenzen nicht vorhanden sind, zeigt eine verschwommen granulierte Struktur. Dunkle, unscharf begrenzte, flockige Massen heben sich isoliert oder zu gewundenen, unter verschiedenen Winkeln aneinander stoßenden Linien zusammengefügt, von dem weniger dunklen Untergrunde ab. Da, wo mehrere Kerne einander benachbart liegen, ist die Grundsubstanz dunkler gefärbt als sonst, eine Erscheinung, die wohl auch hier von der plasmatischen Umgebung der Zellkerne herrührt.

Die Innervation der in Rede stehenden Organe von Seiten der Pharyngealganglien geschieht in entsprechender Weise wie bei *Rhagonycha melanura*. Der Pharyngealnerv läßt sich innerhalb des gleichnamigen Ganglions von vorn nach hinten verfolgen, eine Erscheinung, auf die schon Leydig bei *Telephorus* hinweist, indem er sagt: »Durch die vordere Masse sieht man als hellen Strang den Nerven hindurchziehen.« Von ihm sondern sich einzelne Fasern ab, welche als Nervus Corporis allati, auch hier ohne freienVerlauf, etwa in der Mitte der dem Ganglion zugewandten Fläche in das Corpus allatum eindringen. Der Nerv bahnt sich hier, durch die ungleichen Vorbuchtungen der ihn begrenzenden Ränder bedingt, in wenig schrägem Verlaufe seinen Weg ins Innere und läßt sich in ihm bis über die halbe Länge des Gebildes isoliert verfolgen.

Bezüglich der mutmaßlichen Funktion der Corpora allata verweise ich auf das, was ich bei *Rhagonycha melanura* gesagt habe.

### Heteromera, Tenebrionidae:

### *Tenebrio molitor.*

Diese leicht zugängliche Form kam als Imago, Puppe und Larve zur Untersuchung. Es war damit die Möglichkeit gegeben, die Corpora allata in drei Entwicklungsstadien ein und desselben Objektes zu beobachten und die Frage zu beantworten, ob die in Rede stehenden Organe während der Metamorphose Veränderungen irgend welcher Art erleiden.

Imago. Die Corpora allata treten als paarige Gebilde auf. Sie liegen im Kopfbereich in geringer Entfernung von den Seitenwänden des Oesophagus, über welchem sie zum Teil ventralwärts hinausragen. Ihnen unmittelbar angelagert liegen dorsalwärts, wenig vor ihnen die paarigen Pharyngealganglien, deren Formverhältnisse in Kürze wiedergegeben werden mögen. Diese Ganglien bestehen aus einem medianen,

über dem Darm gelegenen und einem mächtigen lateralen, an den Flanken desselben sich herabsenkenden Teile. Der erstere bildet zusammen mit dem gleichen Abschnitte des Ganglions der andern Körperhälfte eine flache, über den Darm gespannte Brücke, welche gleichzeitig die Basis der Aorta einnimmt und an ihren Flanken sich erhebend, ihre laterale Begrenzung liefert. Von hier aus dringt jederseits eine fingerförmige Fortsatzbildung des Ganglions in den Schlundring vor und stößt mit ihrem oral aufgerichteten Ende fast unmittelbar an den Boden des Gehirns an. Die Hauptmasse des Ganglions nimmt zum Darm eine laterale Lage ein. Sie befindet sich weiter oralwärts als der mediane Teil und stellt sich auf Horizontalschnitten vorn als eine durch eine Einziehung in zwei Lappen gesonderte, breite und hinten plötzlich spitz zulaufende Fläche dar. Ihre Haupterstreckung liegt senkrecht zur Längsrichtung des Darmes und zwar weicht sie wenig von der dorsoventralen ab, indem sich das Ganglion zu den ventral wenig hinter ihm gelegenen Corpus allatum begibt. Die den hinteren ventralen Hirnhemisphären unfern der Schlundcommissur entspringenden, ansehnlichen Pharyngealnerven treten nach kurzem, schräg abwärts gerichteten Verlaufe in die dorsale Fläche der gleichnamigen Ganglien da ein, wo diese die oben erwähnte vordere Einbuchtung bilden. Die Pharyngealganglien entsenden mehrere Nerven, von denen sich ein dorsal entspringender hinter dem Gehirn in lateraldorsaler, ein lateral entspringender in ventraler Richtung verfolgen läßt. Ihre Endigungen selbst wurden nicht weiter beobachtet. In ihrer Gesamtheit bilden die Pharyngealganglien und die Corpora allata einen Sattel, der über das Darmrohr gelegt ist. Das Schlundnervensystem ist noch durch das unfern der Gehirnfront gelegene, langgestreckte, mächtige Frontalganglion gegeben, dessen Wurzeln nach ihrem Austritt aus dem Gehirn so weit nach vorn divergieren, daß ihre in der Längsrichtung des Darmes verlaufenden Abschnitte annähernd gleich den ins Ganglion selbst eintretenden, transversalen sind. Zu dem von ihm ausgehenden Nervus recurrens tritt die oben erwähnte Verbindung zwischen beiden Pharyngealganglien in Beziehung, indem sie ihn in einer verbreiterten Bildung umfaßt. Ob diese als Occipitalganglion in Anspruch genommen werden kann oder ob hier nur Bestandteile der Pharyngealganglien vorliegen, läßt sich nicht ohne weiteres entscheiden.

Die Lagebeziehung der Corpora allata zum Gehirn ist durch die zwischen ihnen befindlichen Pharyngealganglien gegeben; sie sind soweit ventralwärts gelagert, daß die Schlundcommissuren ihre Nach-

barschaft bilden und das Unterschlundganglion in geringer Entfernung ventral von ihnen gelegen ist. Von den Seiten und der hinteren ventralen Partie der Kopfkapsel buchten sich je ein Paar Tentoriumseinstülpungen vor; da, wo die beiden ventralen, das Unterschlundganglion flankierenden Äste fast rechtwinklig umbiegend, in die Bildung des zwischen diesem Ganglion und dem Darm fast geradlinig verlaufenden Querriegels eingehen, liegen dorsalwärts in geringem Abstande die Corpora allata. Die lateralen Tentoriumsäste treten mehr oder weniger nahe an die in Frage stehenden Körper heran.

Eine ansehnliche Trachee legt sich, von hinten kommend, der lateralen Fläche des Pharyngealganglions an und zwar unmittelbar da, wo dieses mit dem durch seine dunkle Färbung sich scharf von ihm abhebenden Corpus allatum in Berührung tritt. Von hier aus steigt die Trachee vor der oralen Fläche des Ganglions empor, um in zahlreichen Ästen das Gehirn zu versorgen. In der Nähe von Ganglion und Corpus allatum entsendet dieser Stamm eine sehr feine, offenbar kapillare Trachee, welche aber nicht ins Corpus allatum tritt, sondern nur unmittelbar an ihm vorüber zieht, eine Erscheinung, die bei der Deutung später zu beschreibender Bildungen ein gewisses Interesse beansprucht. Die den Kopf lacunär erfüllende Blutflüssigkeit mit den in ihr suspendierten Körperchen umspült auch hier die Corpora allata. Zur Medianebene des Kopfes nehmen beide Organe eine symmetrische Lage ein.

Die äußere Form der Corpora allata ist annähernd regelmäßig. Auf Paramedianschnitten liefern sie einen elliptischen bis eiförmigen Umriß mit breitem, abgerundeten, proximalen und etwas zugespitzten, distalen Pole. Transversalschnitte liefern eine wenig unregelmäßige Figur, nach welcher sich das Corpus allatum an der dem Pharyngealganglion zugewandten Fläche stark verschmälert, im unteren Drittel seine größte Breitenausdehnung besitzt, auf welche dem distalen Pole zu lateralwärts eine schwache Einsenkung folgt. Wie auf Paramedianschnitten besonders gut hervorgeht, bildet das freie Ende des Corpus allatum plötzlich einen kleinen, schwach nach vorn gekrümmten dornartigen Fortsatz; ich verweise dieserhalb auf Fig. 8 auf Taf. IX, welcher sich auch die Lageverhältnisse des Corpus allatum, wenigstens zum Teil entnehmen lassen.

Was ihre Orientierung im Raume anbetrifft, so liegen sie annähernd in Paramedianebenen des Kopfes und zwar so, daß sie sich wie die paarigen Schlundganglien von dorsal-oral nach ventral-aboral erstrecken. Sie stimmen hierin mit der Richtung der Schlundcommissuren überein, denen ihre großen Achsen annähernd parallel laufen.

Die Größe der Corpora allata der ausgebildeten Form ist eine nicht unbeträchtliche. So mißt die große Achse des ellipsoiden Gebildes im Mittel 151 $\mu$, die kleinen Achsen etwa 85 $\mu$. Dazu trägt noch das distale Ende den etwa 20 $\mu$ langen, dornartigen Fortsatz. Den Pharyngealganglien stehen die Corpora allata zwar an Größe nach, im Vergleich zu derjenigen des Gehirns und des ganzen Kopfes stellen sie jedoch sehr ansehnliche Organe dar.

Ehe ich näher auf den Bau der Corpora allata eingehe, möchte ich hier noch ergänzend bemerken, daß die geschilderten Lage- und Formverhältnisse der Corpora allata, in Sonderheit ihre Beziehung zu den Pharyngealganglien sehr gut mit der Abbildung übereinstimmen, die Holste von *Dytiscus marginalis* geliefert hat. Das Pharyngealganglion entspricht seinem Ganglion vasis dorsalis, das Corpus allatum seinem Ganglion tracheale.

Die Begrenzung der in Frage stehenden Körper ist allseitig scharf und deutlich, auch da, wo ihr dorsaler Teil von den Pharyngealganglien umfaßt wird. Wie in den Fig. 8 und 9 auf Taf. IX zur Anschauung kommt, zieht sich dieses Ganglion, welches an dem dem Corpus allatum zugewandten Teile wenig eingeschnürt ist und daher wie eine Art Fortsatzbildung des eigentlichen Ganglions erscheint, sowohl auf der oral gerichteten als auch besonders auf der aboralen Längsfläche des Corpus allatum kappenartig herunter und faßt so seinen proximalen Pol ein. In günstigen Fällen gelingt es, festzustellen, daß sich das Pharyngealganglion eine Strecke weit über die Mitte des Corpus allatum hinweg zieht. Beide Organe werden durch einen feinen, besonders am Pole hervortretenden Spalt voneinander getrennt. Etwa an dem Gipfelpunkt des Poles wird dieser Spalt durch eine Bildung überbrückt, die offenbar als der das Corpus allatum innervierende Nervenfaserzug anzusprechen ist.

Was die Frage einer das Corpus allatum umschließenden Hülle anbetrifft, so muß aus späteren Beobachtungen an der Larve des gleichen Objektes angenommen werden, daß das Perineurium des Pharyngealganglions das Corpus allatum gleichfalls umschließt. Wie die Ganglienmasse desselben schon bis zur Hälfte das Organ umspannt, so umkleidet sie auch seinen distalen Teil mit einer äußerst feinen Hülle, deren Anwesenheit sich durch ihre blaugrüne Färbung bei Anwendung der Blochmannschen Lösung deutlich kundgibt. Hüllkerne konnte ich jedoch nicht mit Sicherheit feststellen.

Der histologische Aufbau des Organes läßt zunächst die die Zellen charakterisierenden Kerne hervortreten. Sie zeigen sich auf der ganzen

Schnittfläche in unregelmäßiger Weise verteilt, zum einen Teil nebeneinander liegend, zum andern durch größere Zwischenräume voneinander getrennt. Wohl kaum eine periphere Lage bevorzugend, lassen die hier gelegenen Kerne auf einzelnen Schnitten andeutungsweise eine radiäre Anordnung erkennen. Stets finden sie sich entfernt von der äußeren Hülle. Die zumeist ellipsoiden, auch länglich geformten Kerne besitzen Größendurchmesser, die zwischen 4,5 × 6,5 $\mu$ bzw. 2,5 × 4 $\mu$ auf Schnitten schwanken. Sie heben sich durch ihre den ganzen Kernraum gleichmäßig dunkel tingierende Färbung deutlich von der helleren Grundsubstanz ab, jedoch nicht in scharfer Grenzlinie, um so weniger, als ihnen eine eigentliche Kernmembran selbst fehlt. Die Kerne zeichnen sich im übrigen durch ihr in geringer Anzahl vorhandenes, intensiv gefärbtes, sehr feinkörniges Chromatin aus, das wie feine Perlen dem Rande des Kernes aufgesetzt erscheint. Ein Kernkörperchen läßt sich nicht unterscheiden.

In der schwach gefärbten Grundsubstanz, die eine feine Granulierung erkennen läßt, sind Zellgrenzen nicht vorhanden. Sie ist dadurch charakterisiert, daß sie in ihrer gesamten Ausdehnung von zahllosen, relativ großen Hohlräumen durchsetzt ist, die sie wie durchlöchert erscheinen lassen. Diese Bildungen besitzen eine so große Raumerfüllung, daß sie die eigentliche Grundmasse auf kleine, mehr oder weniger zusammenhängende Bezirke einengen, die sich besonders in der Umgebung der Kerne einstellen. Man bekommt so wohl gelegentlich Bilder, die an eine Amöbe erinnern. Der Leib des Tieres ist hier eine von Hohlräumen eingeschlossene Partie der Grundsubstanz, die zahlreich ausgesandten Plasmafortsätze werden durch die in die feinen Scheidewände der benachbarten Hohlräume übergehenden Ausläufer vorgestellt, welche die Continuität der Grundsubstanz bedingen. Die Hohlräume selbst, die am ehesten Vacuolen zu vergleichen sind, zeigen eine scharfe und deutliche Begrenzung. Auf Schnitten liefern sie polyedrische oder kreisrunde Figuren von ungleichen und zwar zumeist relativ großen Durchmessern. So sind sie vielfach von Kerngröße bzw. übertreffen sie dieselbe noch um weniges. Ihre Verteilung im Corpus allatum ist derart, daß sie keinerlei Unterschied in centraler und peripherer Lage erkennen lassen. Unregelmäßig den ganzen Schnitt erfüllend, stoßen sie selbst unmittelbar an die feine, das Organ umschließende äußere Hülle an. Dabei sind sie selbst so angeordnet, daß sie einmal einzeln in der Grundsubstanz zerstreut liegen, das andre Mal sich, zu mehreren unmittelbar aneinanderstoßend und daher nur durch dünne Scheidewände voneinander getrennt, um ein Centrum

gruppieren bzw. sich hintereinander lagern. Im letzteren Fall stellen sie längere, mehr oder weniger gewundene Ketten dar, deren einzelne Glieder von den durch Querwände voneinander gesonderten Hohlräumen gebildet werden. Hier sind sie dann zum Teil abgeplattet, während sie bei isolierter Lage rund erscheinen. Keineswegs kann es sich bei diesen letzteren Bildungen um kapillare Tracheen handeln, da ihnen weder besondere, dem Tracheensystem angehörende Kerne zugeordnet sind, noch zusammenhängende Längsröhren konstatiert werden können, wie auch anderseits eine eintretende Trachee nicht vorhanden ist. Ich stelle mir vor, daß diese Hohlräume oder Vacuolen beim lebenden Tiere mit einem Drüsensecret angefüllt sind, welches durch die Konservierung und Behandlung mit Alkohol und Xylol extrahiert worden ist.

Über den auch hier eines Perineuriums entbehrenden, fibrillären Faserzug, den Nervus Corporis allati, vermag ich nur auszusagen, daß er sich eine Strecke weit im Pharyngealganglion selbst verfolgen läßt und an den proximalen Pol des in Frage stehenden Organes herantritt. Ein Eintritt in das Corpus allatum findet jedoch mit Sicherheit nicht statt, wie dasselbe auch keine Hilusbildung besitzt.

Die Ganglien des Schlundnervensystems lassen hier eine Sonderung in zwei Gruppen erkennen, auf der einen Seite das mit zweierlei Ganglienzellen ausgerüstete unpaare Schlundganglion, auf der andern die Pharyngealganglien, welche nur kleinkernige Ganglienzellen besitzen. Die etwas länglichen Pharyngealganglienkerne zeigen nur wenige Abweichungen von denen des Corpus allatum. Ihre Grundsubstanz, welche heller gefärbt erscheint als die der in Frage stehenden Organe, stellt sich nicht in typischer Weise in scharf voneinander gesonderter, central gelegener, fibrillärer und peripherer, ganglionärer Masse dar. Die Kerne erfüllen hier vielmehr einen großen Teil des Centrums, lassen allerdings kleinere fibrilläre Bezirke frei, die bei Anwendung der Farbstoffe Hämatoxylin-Eosin-Pikrinsäure eine charakteristische braungelbe Färbung zeigen. Da der den Nervus recurrens umhüllende, ganglionäre Teil der Pharyngealganglien ebenfalls nur kleinkernige Ganglienzellen besitzt, so glaube ich, daß hier nicht die Bildung eines Occipitalganglions vorliegt.

Die Unterschiede zwischen den Corpora allata und den Ganglien der Schlundnervensystems, die sich besonders in der granulierten, von zahllosen Vacuolen durchsetzten Grundsubstanz der ersteren und dem fibrillären Aufbau der letzteren darstellen, lassen eine nervöse Auffassung der Corpora allata nicht zu. Anderseits spricht ihr Bau,

wie er oben eingehend dargestellt wurde, sehr zugunsten einer drüsigen Funktion der Corpora allata. Da Ausführungsgänge nicht vorhanden sind, so würde es sich auch hier um eine Drüse mit innerer Secretion handeln.

Puppe. Obwohl in diesem Entwicklungsstadium ein größerer Prozentsatz histolytischer Zustände sich vorfand, so eignete sich die Puppe dennoch zur Untersuchung, zum mindesten der topographischen der hier zu behandelnden Organe.

Ihrer Lage nach zeigen die Corpora allata der Puppe so weitgehende Übereinstimmung mit denen des Käfers, daß es sich erübrigt, an dieser Stelle nochmals im einzelnen darauf einzugehen. Ich verweise auf meine Fig. 10 auf Taf. IX. Dadurch, daß der Darmquerschnitt hier so ausgedehnt ist, daß sich seine Ringmuskulatur fast unmittelbar auf das Unterschlundganglion legt, befinden sich die Corpora allata trotz ihrer ventralen Lage nicht unterhalb, sondern neben ihm. Beiderseits treten im Puppenstadium Muskeln in Lagebeziehung zu den Corpora allata, die im ausgebildeten Zustande nicht mehr vorhanden sind. Sie ziehen von der ventralen, hinteren Kopfwand in schrägem, aufeinander zugewandten Verlaufe an den in Frage stehenden Körpern unmittelbar vorüber und treten in zwei Strängen mit der Darmmuskulatur in Zusammenhang. Die Bestandteile des Schlundnervensystems stellen sich auch hier in typischer Weise als Frontal- und Pharyngealganglien dar. Selbstverständlich sind die Corpora allata der Puppe von Phagocyten und den durch sie aufgespeicherten Zerfallsprodukten umgeben.

Was ihre äußere Form anbetrifft, so lassen sich keine wesentlichen Unterschiede gegenüber dem Imago feststellen. Im ganzen ist das Corpus allatum schlanker gebaut und läuft an beiden Enden ziemlich spitz zu. Seiner Richtung nach weicht es insofern etwas ab, als es auf Transversalschnitten so weit zur dorsoventralen geneigt ist, daß seine Längsachse in ihrer Verlängerung die des andern Corpus allatum wenig oberhalb des Darmes schneidet.

Die festgestellten Größenmaße sind in der Längsrichtung des Körpers ungefähr 133,5 $\mu$ und dazu senkrecht 75 $\mu$; das Corpus allatum ist hiernach also etwas kleiner als im Käferzustande.

Hinsichtlich seiner Abgrenzung gegenüber dem Pharyngealganglion, welches hier außer dem dorsalen Pole bei der geneigten Lage des Corpus allatum auch seine dorsalwärts gerichtete Längsfläche umfaßt, läßt sich aussagen, daß es sich hier zwar gleichfalls durch seine dunkle Färbung deutlich von dem Ganglion abhebt, jedoch nicht in so cha-

rakteristischer, scharf ausgeprägter Weise wie beim Imago. Eine feine Hülle mit wenigen schmalen Hüllkernen ist nachweisbar.

Hinsichtlich des feineren Baues der Corpora allata muß ich zunächst vorausschicken, daß das Puppenmaterial im Gegensatz zu den beiden anderen Entwicklungsstadien wenig gut konserviert war. Ich vermag nicht zu entscheiden, ob diese Erscheinung in irgend einem Zusammenhang mit dem histolytischen Zustande dieses Objektes steht.

Naturgemäß sind daher meine Aussagen über den Bau des Organes nur beschränkt, wie ich auch nichts über die Innervierung der Corpora allata berichten kann. Auf den ersten Blick liefern die Schnitte durch die Corpora allata das Bild eines dichten Haufens dunkel gefärbter Kerne. Diese erfüllen gleichmäßig und dabei regellos den ganzen Körper und liegen nicht in so weiten Zwischenräumen voneinander, wie dies häufig das Imago zeigt. Die sich in runden oder elliptischen Schnittflächen darstellenden Kerne sind von relativ beträchtlicher, gleichzeitig ungleicher Größe. Von einer Kernmembran umschlossen, heben sie sich in bestimmterer Form von der Grundsubstanz ab als beim Käfer. In dem hier hellen Kernraum liegen die dunklen chromatischen Elemente zumeist gleichfalls peripher verteilt. Sie sind im Gegensatz zum Imago in mittlerer Anzahl vorhanden und stellen sich vor allem in größeren Körnern dar. Das Vorhandensein eines Kernkörperchens ist wahrscheinlich. Die kleineren Pharyngealganglienkerne unterscheiden sich von ihnen durch ihre schwächere Färbung und ihre feinkörnigeren chromatischen Bestandteile.

Die Grundsubstanz, die auch hier keine Zellgrenzen erkennen läßt, ähnelt derjenigen der ausgebildeten Form, nur mit dem Unterschiede, daß hier alles etwas unschärfer erscheint. Die wabenartigen Hohlräume oder Vacuolen, die vielleicht nicht so zahlreich vorhanden sind, zeigen daher nicht jene charakteristische, scharfe Umgrenzung.

Die Frage, ob die Corpora allata während der Histolyse persistieren, möchte ich nicht entscheiden. Ich habe zwar keinerlei Zerfallserscheinungen an den Organen konstatieren können, es muß jedoch in Rücksicht gezogen werden, daß ja die Haupttätigkeit der Phagocyten am Ende der Larvenzeit liegt, welche nicht studiert wurde, und ferner die Corpora allata wie aus den folgenden Beobachtungen an der Larve hervorgehen wird, gerade in dieser Zeit weitgehende Veränderungen erfahren haben, die in einer bedeutenden Vergrößerung der Organe sowie in einer damit wohl zusammenhängenden, intensiven Zellkernvermehrung zum Ausdruck kommt.

Larve. Die topographischen Verhältnisse, wie sie bei der Larve

in die Erscheinung treten, stimmen zwar in groben Zügen mit denjenigen des Imago überein, lassen jedoch im einzelnen so große Abweichungen erkennen, daß das Gesamtbild nicht unwesentlich geändert wird. Im Kopfbereich unterhalb der hinteren Masse des Gehirns, zu beiden Seiten des Darmes so weit ventral gelegen, daß sie sich tiefer als die untere Fläche des Darmes befinden, wird ihre Lage vorwiegend durch die Pharyngealganglien bestimmt. Ich möchte daher den letzteren, welche gegenüber dem beim Imago Gesagten abweichend gestaltet sind, zunächst eine eingehendere Darstellung widmen. Diese gleichfalls lateralwärts vom Darm gelegenen Ganglien lassen sich in drei Abschnitte, einen dorsalen, einen mittleren und einen ventralen sondern, von denen jeder durch eine besondere Beziehung charakterisiert ist, und zwar der dorsale durch seine unmittelbar benachbarte Lage zur Aorta, der mittlere durch den Eintritt des Pharyngealnerven und der ventrale durch seine Beziehung zum Corpus allatum. Die beiden letzteren, welche die Hauptmasse des Ganglions darstellen, stehen durch einen von der lateralen und medianen Seite her eingebuchteten Teil miteinander in Verbindung. Der lateralen Bucht schmiegt sich ein mächtiger Tracheenlängsstamm unmittelbar an, welchem dorsalwärts vor dem Pharyngealganglion eine in wenigen Mäandern verlaufende Trachee entspringt, die das Gehirn versorgt. In einen einspringenden Winkel, den der mittlere und dorsale Teil auf Transversalschnitten miteinander bilden, tritt kurz nach seinem Austritt aus dem Gehirn bzw. der Hirncommissur dicht unterhalb derselben der Pharyngealnerv ein. Der dorsale Teil, der hier abbiegend, auf Transversalschnitten nur 10 $\mu$ Breite zeigt, schiebt sich zwischen der Unterfläche des Gehirns und der Ringmuskulatur des Darmes hindurch bis an die Flanken der Aorta, welche er, sich verbreiternd, umfaßt. Im vorderen Bereich nimmt er für eine kleine Strecke gleichzeitig den ventralen Boden der Aorta ein, indem hier beide Pharyngealganglien über dem Darm mit sich selbst bzw. mit dem Nervus recurrens in Beziehung treten. Dieser dorsale Teil, der ebenso wie die Hauptmasse des Ganglions in oral-aboraler Richtung eine Ausdehnung von etwas über 100 $\mu$ zeigt, stellt eine schmale Platte dar, welche es ermöglicht, daß das ventral bzw. lateral gelegene Pharyngealganglion Beziehung zur Aorta und zum gleichen Ganglion der anderen Körperseite gewinnt. Der ventrale Teil des Pharyngealganglions, welcher in geringer Entfernung vom Darm so gelagert ist, daß sich das Ganglion in seiner Gesamtheit dem letzteren in concaver Fläche zuwendet, trägt, indem er sich immermehr verschmälert, an bzw. in seinem distalen Ende das kleine Corpus

allatum. Auf die genaue Beziehung zwischen beiden komme ich an einer späteren Stelle zu sprechen.

Von den Pharyngealganglien ausgehende Nerven konnte ich gleichfalls beobachten. Das stark entwickelte Frontalganglion, welches im vorderen Kopfbereich vor der Umbiegungsstelle des Darmes nach unten zur Mundöffnung gelagert ist, befindet sich in größerer Entfernung vor dem Gehirn als im ausgebildeten Zustande. Es ist mit ihm daher durch sehr lange, dem Darm parallel laufende Wurzeln verbunden.

Von einer dem oben erwähnten Tracheenstamm entspringenden feineren Trachee, welche sich dem Pharyngealganglion unfern des Corpus allatum anlegt, ließ sich in einem Fall der Eintritt einer Abzweigung ins Ganglion feststellen. Das Tentorium, welches bei der Larve gleichfalls in topographischer Beziehung zu den Corpora allata steht, zeigt eine von dem des Käfers abweichende Gestaltung, indem der beide aufsteigende Äste miteinander in Verbindung setzende Querriegel eine mediane Vorbuchtung bildet, die sich zwischen die beiden Hirncommissuren unterhalb des Darmes vorschiebt. Die gleiche Bildung tritt auch noch im Puppenstadium, allerdings weniger ausgeprägt in die Erscheinung. Die Corpora allata liegen hier nun dorsalwärts über dem hinteren Teil dieses Querriegels, unmittelbar an die an ihm ansetzenden Muskeln anstoßend. Die den Corpora allata benachbarten Muskeln, welche bei der Puppe beobachtet wurden, sind hier zwar in noch stärkerer Ausbildung vorhanden, befinden sich jedoch in einiger Entfernung von ihnen. Auch hier sind die Corpora allata von Blutflüssigkeit und wenigen darin suspendierten, großen Zellen umgeben. Zu sich selbst liegen beide Organe wohl annähernd symmetrisch. Einen Einblick in die topographischen Verhältnisse der Corpora allata, wie sie hier geschildert wurden, gewährt meine Fig. 11 auf Taf. IX.

Ich möchte dem eben Gesagten noch kurz anfügen, daß das Gehirn im Larvenstadium nur in seinem medianen, über dem Darm gelegenen Teile ausgebildet ist, während die optischen Loben noch fehlen, die dann in der Puppe bereits zur Entwicklung gekommen sind.

Was die Größe der Corpora allata anbetrifft, so mißt ihre Längsachse 34—36 $\mu$, ihre kleinen Achsen etwa 23 $\mu$. Die Corpora allata sind daher absolut genommen wie auch relativ zum Pharyngealganglion sehr klein. So ist ihre Schnittfläche z. B. fast nicht größer als der Querschnitt des Pharyngealnerven. Um die eingetretene Größenzunahme der in Rede stehenden Organe während der postembryonalen Ent-

wicklung zu ermitteln, möchte ich die Maße in den einzelnen Entwicklungsstadien nochmals nebeneinander stellen:

| | Larve | Puppe | Imago |
|---|---|---|---|
| große Achse: | 34—36 $\mu$ | 133,5 $\mu$ | etwa 151 $\mu$ |
| kleine Achsen: | etwa 23 $\mu$ | etwa 75 $\mu$ | etwa 85,5 $\mu$. |

Ein Vergleich der obigen Zahlen miteinander zeigt auf den ersten Blick, daß die Vergrößerung der Corpora allata hauptsächlich in der Zwischenzeit zwischen Larven- und Puppenstadium stattgefunden hat, denn während die große Achse des Corpus allatum der Puppe fast viermal, die kleinen Achsen etwa dreimal so lang geworden sind als die der Larve, hat von der Puppe zum Imago nur eine Vergrößerung der Achsen um etwa $^1/_7$ stattgefunden. Dieser absoluten Größenzunahme ist ihre relative und zwar hier zunächst diejenige in bezug auf die Pharyngealganglien gegenüber zu stellen, welche ja selbst größer als die Corpora allata sind. Diese Ganglien haben nun in der Entwicklung der Larve zum Imago vielleicht eine Verdoppelung ihrer Masse erfahren, indem die dorsale Platte, welche sich bei der Larve zwischen Gehirn und Darm einschiebt, sich zu breiter Mächtigkeit entwickelt hat, die Corpora allata dagegen haben in der gleichen Zeit eine Vervierfachung der Länge ihrer Körperachsen erfahren, eine Vergrößerung, die bei Annahme einer rein ellipsoiden Gestalt einer sechzigfachen Massenzunahme entsprechen würde. Auch das Gehirn und der Kopf selbst erfahren während des Übergangs der Larve zur Puppe eine Vergrößerung, die erstere gleichzeitig auch die Neubildung des optischen Teiles; beide stehen jedoch weit hinter der Größenzunahme der Corpora allata zurück.

Das Ergebnis dieser Betrachtungen läßt sich also dahin zusammenfassen, daß die Hauptveränderungen bezw. Organvergrößerungen im Kopfe, speziell die der Corpora allata während der Entwicklung der Larve zur Puppe stattfinden und daß im Puppenstadium die nervösen Organe des Kopfes wie auch die Corpora allata annähernd ihre definitive Gestaltung und Größe erreicht haben.

Die Form der Corpora allata der Larve stimmt ungefähr mit derjenigen des Imago überein, insofern, als es sich auch hier um ein kurzachsiges ellipsoides Gebilde mit breiten Polen handelt. Abweichend ist jedoch vielfach die dem Tentorium zugewandte, also ventral gerichtete Längsfläche wenig concav gekrümmt, indem sie sich gleichsam dem ersteren anschmiegt, wie dies z. B. das rechtsseitig gelegene Corpus allatum der Fig. 11 auf Taf. IX erkennen läßt. Die Richtung

des Corpus allatum, welche sich bei diesen kleinen Organen nicht immer mit Sicherheit feststellen läßt, ist offenbar in der Transversalebene derart, daß beide Gebilde, wenig von der dorsoventralen Richtung abweichend ventralwärts convergieren, hierin also annähernd mit der Richtung der Corpora allata des Imago übereinstimmen.

Die Topographie des Corpus allatum zum Pharyngealganglion, wie sie bei den bisher betrachteten Formen der Coleopteren zur Beobachtung kam, findet hier gleichsam ihre ausgeprägteste Fassung, so daß von hier aus verschiedene Beziehungen, welche beim Imago festgestellt wurden, in ein klareres Licht gerückt werden. Das Corpus allatum, welches sich nämlich auch hier durch seine dunkle Färbung deutlich von der Masse des Pharyngealganglions abhebt, liegt nicht neben dem Ganglion, sondern wird direkt von dem Perineurium desselben eingeschlossen. Dazu zeigt sich noch die merkwürdige Erscheinung, daß das in Frage stehende Organ mit Ausnahme einer, und zwar der oralwärts gerichteten Fläche allseitig von ganglionärer Substanz umgeben wird. Wir haben es hier also gleichsam mit einem Organ zu tun, welches in einem andern eingeschlossen liegt. Eine eigene Hüllmembran besitzt das Corpus allatum nicht, wie es sich überhaupt nicht durch eine solche von dem Ganglion absetzt, vielmehr vollkommen nackt in ihm liegt. Nur oralwärts scheint es unmittelbar an das Perineurium des Ganglions zu stoßen.

Diese derbe Hülle, die wenige, längliche, intensiv gefärbte Kerne besitzt, geht hier gleichfalls in die Bildung einer dornartigen Fortsetzung ein, welche sich auf das Tentorium bzw. seine Muskulatur auflegt. Sie ist in der Fig. 11 auf Taf. IX noch eben erkennbar. Dies gibt uns einen Fingerzeig für die Deutung der gleichen Bildung am Corpus allatum des Imago. Auch bei dieser handelt es sich eben nicht um einen Bestandteil des in Rede stehenden Organes selbst, was aus seinem Verhalten angenommen werden müßte, sondern nur um eine zugespitzte Fortsetzung des Perineuriums, das im übrigen so fein ist, daß es der direkten Beobachtung mehr oder weniger entgeht. Im Einklang hiermit steht auch die bei den bisherigen Formen, bei welchen die Corpora allata in direkter Berührung mit den Pharyngealganglien standen, beobachtete Erscheinung einer Continuität ihrer Hülle mit dem Perineurium des Ganglions.

Schließlich ist der das Corpus allatum innervierende Nervenfaserzug, der Nervus Corporis allati, bei den Coleopteren stets durch das Fehlen einer Hülle charakterisiert gewesen, eine Erscheinung, die hiernach ihr volles Verständnis findet, indem sich ja die Fasermasse innerhalb

des Ganglions bzw. seiner Hülle befindet, hier also nicht in die Bildung einer solchen eingehen kann.

Wie schon oben hervorgehoben wurde, ist das Corpus allatum vor allem durch die dunkle Färbung seiner Grundsubstanz ausgezeichnet, vermöge deren es sich von dem helleren Ganglion deutlich abhebt. Diese selbst läßt Einzelheiten sehr schwer erkennen. Zellgrenzen sind nicht vorhanden. Sie besitzt ein flockiges Aussehen. Vielleicht sind auch hier die für die ausgebildete Form so charakteristischen Vacuolen in derselben andeutungsweise vorhanden. Einen das Corpus allatum innervierenden Nervenfaserstrang habe ich nicht feststellen können.

In der Grundsubstanz liegen nun vollkommen regellos die Zellkerne. Dieselben treten einerseits wegen der geringen Größe der Corpora allata selbst nur in beschränkter Anzahl auf, anderseits befinden sie sich vielfach in relativ großen Entfernungen voneinander, so daß auf Schnitten nur wenige Kerne angetroffen werden. Es muß infolgedessen beim Übergang der Larve zur Puppe eine äußerst rege Kernvermehrung eingesetzt haben, während von dieser zum Imago die Kernzahl wohl annähernd die gleiche geblieben ist und nur mit den sich wenig vergrößernden Organen eine Verteilung der Kerne auf einen größeren Raum stattgefunden hat. Die ansehnlichen Kerne besitzen verschiedene Größe und Form. Hinsichtlich der letzteren beobachtete ich länglich schmale, zum Teil an den Enden zugespitzte Kernfiguren neben breit elliptischen bzw. runden, die wohl verschiedene Schnittebenen durch die länglichen Kerne darstellen. Ihrer Größe nach stimmen sie annähernd mit derjenigen der Puppe und des Imago überein, obwohl sie auf den ersten Blick größer als jene erscheinen, was aber in ihrer relativen Größe zum kleinen Corpus allatum seinen Grund hat. Hinsichtlich ihres Aufbaues muß eine mit der Entwicklung einhergegangene Umwandlung der Kerne angenommen werden, indem sie hier vollkommen andere Bilder liefern als beim Imago. Durch eine offenbar vorhandene Kernmembran sowie durch peripher gelegene chromatische Bestandteile zeigen sie eine scharfe Abgrenzung, die den Kernen der ausgebildeten Form gänzlich abgeht. In den hier hellen Kernen liegen die dunkel gefärbten Chromatinkörner zumeist in mittlerer Anzahl an der Peripherie verteilt, zum geringeren Teile nehmen sie jedoch auch den Binnenraum derselben ein. Sie selbst stellen große, unscharfe Körner dar, die dem äußerst feinkörnigen Chromatin des Corpus allatum des Imago scharf gegenüber stehen.

Ein Vergleich der Corpora allata mit den Pharyngealganglien läßt in ihren Zellkernen wesentliche Unterschiede erkennen. Die

meist länglichen Ganglienkerne sind kleiner als die des Corpus allatum, zeigen eine nicht so scharfe Hervorhebung ihrer chromatischen Elemente, die sich selbst in großkörnigen Massen darstellen, und sind in ihrer Gesamtheit dunkler gefärbt als die ihnen gegenüber fast durchsichtigen Corpuskerne.

### Phytophaga, Chrysomelidae:
### *Agelastica alni* L.

Von dieser Form standen zwei Entwicklungsstadien, die Larve und das Imago zur Verfügung. Auch hier soll aus praktischen Gründen das letztere zuerst einer Betrachtung unterzogen werden.

Imago. Die topographischen Verhältnisse der Corpora allata ordnen sich auch bei dieser Form, abgesehen von einzelnen, speziellen Abweichungen, dem allgemeinen Schema unter. Die beiden paarigen Gebilde befinden sich innerhalb des Kopfes und zwar seines hinteren Bereiches, hinter dem Gehirn, lateralwärts vom Darm, gleichzeitig hinter bzw. neben den paarigen Schlundganglien. Ihrer seitlichen Lage am Darm entsprechend, stehen sowohl die Corpora allata als auch die Pharyngealganglien in keinerlei Beziehung zur Aorta. Da die beiden Ganglien in ihrer Längserstreckung mehr oder weniger zur Längsachse des Darmes geneigt sind, derart, daß sie innerhalb der Horizontalebene nach vorn convergieren, und da die Corpora allata ihren aboralen Flächen angeheftet sind, so erfahren sie damit eine Verlagerung von den Seitenwänden des Darmes fort zur lateralen Körperwand, die, wie sich feststellen läßt, in einzelnen Fällen soweit geht, daß sie fast um die Länge der Ganglien vom Darm weiter entfernt liegen als jene. Innerhalb dieser charakteristischen lateralen Lage der Corpora allata zum Darm und den Ganglien zeigt dieselbe noch gewisse Schwankungen insofern, als sich die Corpora allata auf gleichen Transversalschnitten das eine Mal direkt lateralwärts von dem Pharyngealganglion befanden, vielleicht noch wenig ventralwärts verschoben, während sie das andere Mal eine ausgesprochen dorsal-laterale Lage zu jenem einnahmen, welch letztere Beobachtung am häufigsten gemacht werden konnte. Es läßt sich also auch bei dieser Form eine Asymmetrie der Lage feststellen, die wohl unter den gleichen Gesichtspunkt zu stellen ist wie bei *Rhagonycha melanura*.

Ich möchte hier zunächst auf die eigenartigen Verhältnisse, in denen sich die paarigen Schlundganglien darstellen, etwas näher eingehen. Diese Ganglien besitzen eine längliche Form. Während ihr orales Ende mehr oder weniger zugespitzt ist, bilden sie aboralwärts

bzw. aboral-lateralwärts eine an das Corpus allatum grenzende, breite Basalfläche. Die Pharyngealnerven, die aus dem Gehirn an der Stelle entspringen, wo dasselbe in die Commissuren übergeht, treten nach kurzem Verlaufe in die gleichnamigen Ganglien an ihrer lateralen Fläche etwa in ihrer Mitte ein. Während nun die sogleich zu besprechenden unpaaren Ganglien des Schlundnervensystems, wie überhaupt alle typischen Ganglien sich durch einfache Formgestaltung auszeichnen, die auf Schnitten dadurch zum Ausdruck kommt, daß ihre Grenzlinien einfache und vor allem ungestörte Kurven darstellen, weichen die Pharyngealganglien in eigentümlicher Weise hiervon ab, indem ihre Oberfläche in die Bildung großer lappenartiger Vorsprünge und Fortsetzungen verschiedenster Art eingeht. Auf Schnitten liefern sie daher Bilder, die an eine von größeren und kleineren, dicht gedrängten Inseln und Halbinseln umgebene, Vorsprünge und Buchten bildende Masse erinnern. Ich werde später noch Gelegenheit haben, des näheren auf diese Verhältnisse einzugehen.

Der unpaare Teil des Schlundnervensystems wird durch das die Mediane unfern der Vorderfläche des Gehirns einnehmende, mächtige Frontalganglion vorgestellt, welches durch kurze, bogenförmig verlaufende, starke Wurzeln mit dem Gehirn verbunden ist. Dem unpaaren rücklaufenden Nerven, der als ein dicker Strang in der Medianebene verläuft, ist eine kaum merkbare ganglionöse Anschwellung eingeschaltet, die wohl als Occipitalganglion gedeutet werden kann. Hinter ihr gabelt sich der Nerv in zwei Äste, die den Nervi splanchnici von Heymons entsprechen. Verbindungen zwischen dem unpaaren Teil des Schlundnervensystems und den paarigen oder den Corpora allata fehlen bei dieser Form.

Die Lage der Corpora allata zu dem durch seine schlanke Form charakterisierten Gehirn ist dadurch gegeben, daß sie sich in einiger Entfernung hinter den das Gehirn mit dem Unterschlundganglion verbindenden Commissuren befinden und zwar derart, daß sie auf Horizontalschnitten in dem gleichen Niveau liegen, in welchem die Commissuren in das Unterschlundganglion eintreten. Von den den Kopf versorgenden Tracheen steht nur das ventrale Paar mit seinen Verästelungen in topographischer bzw. auch trophischer Beziehung zu den Corpora allata und den Pharyngealganglien. Von den aus diesem Stamme hervorgehenden Ästen dringt der stärkere bis in einige Entfernung hinter und lateralwärts von den Corpora allata vor, um sich hier ventralwärts zu wenden, während zwei schwächere Äste nahe den fraglichen Körpern, dorsal über ihnen in oral-aboraler Richtung ver-

laufen. Diese letzteren, deren Ziel die hintere Wand des Gehirns ist, entsenden da, wo auf Transversalschnitten das Pharyngealganglion und das Corpus allatum gleichzeitig nebeneinander getroffen werden, ein äußerst feines Tracheenröhrchen aus, welches sich gabelnd einen dorsal gelegenen Fettkörperstreifen versorgt und ventral sich zum Ganglion begibt, wo dieses dem Corpus allatum benachbart ist. Es tritt in das Ganglion selbst ein. Auch ventralwärts geht eine feine Trachee zum Pharyngealganglion. Ich möchte bemerkend hinzufügen, daß sich in Übereinstimmung mit den Beobachtungen bei Lam*pyris splendidula* auch hier, allerdings nur geringe Unregelmäßigkeiten im Verlaufe der Tracheen einstellen. Medianwärts legt sich über das Pharyngealganglion und Corpus allatum eine Fettkörpermasse von sichelförmigem Querschnitt. Mächtige Muskelbündel, die die Flanken des Hinterkopfes einnehmen, bilden die laterale Nachbarschaft der Corpora allata. Sie begrenzen einen medianen Raum, in welchem die bisher beschriebenen Organe eingelagert sind. Die topographischen Verhältnisse sind zum Teil aus der Fig. 12 auf Taf. IX zu ersehen.

Die äußere Form der Corpora allata ist derjenigen der Canthariden sehr ähnlich. Sie zeigen vielleicht die bei jenen angedeuteten Eigentümlichkeiten in besonders charakteristischer Ausprägung. Dieselben sind zunächst darin gegeben, daß die Form selbst asymmetrisch ist, indem die medianen und die lateralen bzw. bei Verschiebung die ventralen und die dorsalen Partien voneinander abweichen. Dabei ist die Längsachse des Corpus allatum, d. h. diejenige, welche der Längsrichtung des Tieres bzw. derjenigen des Pharyngealganglions gleichgerichtet ist, die kleinste der drei Körperachsen, so daß der fragliche Körper in dieser Richtung zusammengedrückt erscheint. In charakteristischer Weise stellt sich dann ferner der an das Ganglion grenzende Teil des Corpus allatum als eine flache, eher noch wenig concav gekrümmte Fläche dar, in deren Mitte ein aus dem Pharyngealganglion hervortretender Nervenfaserzug in eine Einbuchtung hineingeht. Es liegt also auch hier eine Hilusbildung vor. Die abgewandte, freie Oberfläche des Corpus allatum ist convex gekrümmt und zeigt besonders in der Querrichtung des Gebildes Vorbuchtungen, die sich in der Bildung eines mächtigen, breiten, medianen bzw. ventralen und eines schwächeren, mehr oder weniger zugespitzten, lateralen bzw. dorsalen Poles darstellen.

Die Größenmaße der Corpora allata schwanken zwischen folgenden Zahlen:

Länge: 42 bzw. 63 $\mu$, Breite: 63 bzw. 90 $\mu$, Höhe: 53,5 bzw. etwa 76 $\mu$.

Die Größe der Corpora allata ist hiernach wohl individuellen Schwankungen unterworfen, da sich kaum größere oder kleinere Tiere unterscheiden lassen und damit eine Abhängigkeit der Corpusgröße von der Größe des Tieres konstatiert werden könnte. Selbst von mittlerer Größe stehen sie den Pharyngealganglien, deren Länge 121 $\mu$, deren Breite bzw. Höhe an der Basis, d. h. an dem dem Corpus allatum zugewandten Ende etwa 74 $\mu$ beträgt, an Größe nach.

Die allseitig scharf begrenzten Corpora allata heben sich vermöge ihrer durch ihre zahlreichen Zellkerne bedingten dunklen Färbung von den benachbarten Pharyngealganglien deutlich ab. Da die letzteren, wie ich oben dargetan habe, durch ihre von der Oberfläche ausgehenden, mannigfaltigen Fortsetzungen ausgezeichnet sind, so ist es natürlich unmöglich, daß sie mit den Corpora allata in ebener Fläche unmittelbar bzw. durch einen feinen Spalt getrennt, aneinander stoßen. Vielmehr schieben sich zwischen die Hauptmasse des Ganglions und das Corpus allatum Fortsatzbildungen verbindend ein und erwecken auf den ersten Anblick den Anschein von zahlreichen verbindenden Nervensträngen; außerdem lassen sie sich auf der freien Oberfläche der fraglichen Organe in Form einzelner Stränge eine Strecke weit verfolgen.

Welcher Art sind nun diese Fortsatzbildungen, in Sonderheit diejenigen, welche sich zum Corpus allatum wenden? Gegen die Auffassung, daß die letzteren Nervenfäden sein könnten, spricht ihr gänzlicher Mangel an fibrillärer Substanz. Um eine Entscheidung treffen zu können, muß ich zuvor auf den feineren Bau der Pharyngealganglien selbst eingehen.

Dieselben besitzen in typischer Weise eine central gelegene Fasermasse, in die wenige kleine und zwar längliche Kerne eingesprengt sind, und periphere Ganglienzellen, die durch größere, deutlich in ihre chromatischen Elemente differenzierte Kerne vorgestellt werden. Diese letzteren finden sich nun fast ausschließlich und zwar dicht gedrängt in den Vorbuchtungen und lappenartigen Fortsetzungen, die das Ganglion bildet, während sie in seiner Hauptmasse nur vereinzelt angetroffen werden. Daneben kommen jedoch auch Fortsatzbildungen vor, in denen kleinere Zellkerne gelegen sind. Die an das Corpus allatum herantretenden Stränge sind nun nichts anderes als solche plasmatischen, unmittelbar aus der Ganglienmasse hervortretenden, kernhaltigen Fortsatzbildungen.

Wenn ich schon an andrer Stelle darauf hingewiesen habe, daß die paarigen Schlundganglien von den unpaaren Bestandteilen des Schlund-

nervensystems und ebenso auch von den Ganglien der Bauchkette in verschiedener Hinsicht abweichen, so sprechen diese eben geschilderten Verhältnisse gleichfalls dafür, daß sie eine besondere Stellung unter den Ganglien überhaupt einnehmen. Daß ich mit meinen Anschauungen hinsichtlich dieser Frage bei den Coleopteren nicht allein dastehe, zeigt die in jüngster Zeit erschienene Arbeit von R. Holste, in welcher der Autor von den hier interessierenden Ganglien von *Dytiscus marginalis* nach seinen makroskopischen Beobachtungen folgendes aussagt: »Ihre Form ist wenig scharf umrissen. Sie erwecken weniger den Eindruck eines typischen Ganglions als den eines bandförmigen Nervenpolsters«.

Das Corpus allatum wird allseitig von einer derben Hülle umschlossen. Sie tritt besonders bei Anwendung der Blochmannschen Lösung deutlich hervor, indem sie sich dieser gegenüber färberisch gleich verhält wie die inneren und damit jüngeren Schichten der äußeren Chitinbekleidung bzw. wie das Chitin der Darmintima. Eine entsprechende Hülle von gleicher oder stärkerer Mächtigkeit umzieht auch das Gehirn und von geringerer die Schlundganglien. Daß die Hüllmembran trotz ihres gleichen färberischen Verhaltens keineswegs selbst chitinös sein kann, dafür spricht ihr gänzlicher Mangel einer Matrix. Es läßt sich eben nur von ihr aussagen, daß sie aus einer sich der Blochmannschen Lösung gegenüber gleich wie das Chitin verhaltenden Substanz besteht. Die schmalen und länglichen Kerne, die sich eng anschmiegend, ihr zugehören, finden sich nicht sehr häufig. Sie sind um ein beträchtliches kleiner als die Corpuskerne. Eine besondere Eigentümlichkeit zeigt die Hülle des Corpus allatum insofern, als sie auf der dem Ganglion zugewandten Fläche nahe dem verschmälerten Pole eine tiefe Falte in das Innere hineinsendet. Welche Bedeutung ihr zukommt, kann ich nicht sagen.

Das Vorhandensein dieser sich färberisch scharf abhebenden Hülle ist auch für die Erkenntnis der bezüglich der Pharyngealganglien ausgesagten Verhältnisse von großer Wichtigkeit. Indem sie die auf den ersten Blick einheitlich erscheinende Masse dieser Ganglien auf Querschnitten in mannigfach gewundenen Linien durchzieht, bringt sie damit zum Ausdruck, daß hier einzelne, voneinander gesonderte Bestandteile des Ganglions nebeneinander liegen. Damit wird dann auch die Erscheinung verständlich, daß gelegentlich Ganglienzellkerne in das Innere verlagert erscheinen, während sie in Wirklichkeit unmittelbar an einer das Innere durchziehenden Hüllmembran liegen, also eine periphere Lage einnehmen.

Was den inneren Bau der Corpora allata anbetrifft, so werden auch hier die das Organ bildenden Zellen besonders durch ihre Kerne charakterisiert. Die Verteilung derselben ist nun derart, daß sich keinerlei bestimmte Zusammenfassungen von Kernen feststellen lassen. Vollkommen regellos erfüllen die zahlreichen großen Kerne central wie peripher das ganze Gebilde. Zum Teil liegen sie dichtgedrängt nebeneinander. Die Kerne sind selbst durch ihre dunkle Färbbarkeit ausgezeichnet, die den Corpora allata auf Schnitten ein charakteristisches Aussehen verleiht. Von elliptischer bzw. eiförmiger Gestalt besitzen sie Durchmesser von etwa 7 bzw. 10 $\mu$ Länge. Sie sind von fast gleicher Größe. Eine schwach ausgebildete Kernmembran umschließt einen hellen Kernraum, in welchem die zahlreichen großen, intensiv gefärbten Chromatinkörner, die die Knotenpunkte eines feinen, aus Fäden bestehenden Gerüstwerkes einnehmen, zerstreut liegen, sich vielfach aber auch peripher ansammeln. Sie sind von verschiedener Größe, häufig zu unregelmäßigen Formen zusammengeballt und wenig scharf umrissen. Sie verleihen den Kernen ein scheckiges Aussehen. In der Mitte findet sich häufig ein größeres Chromatinkörnchen, welches vielleicht als Kernkörperchen anzusprechen ist.

Die Grundsubstanz, in welcher die Kerne eingebettet liegen, zeigt zunächst auch hier keinerlei Zellgrenzen. Die sie zusammensetzenden, körnelig flockigen Elemente, die keine deutlichen Einzelheiten erkennen lassen, sind durch ihre dunkle Färbbarkeit ausgezeichnet. Zahlreich auf den ganzen Schnitt verteilt, finden sich in ihr kleine maschenartige Hohlräume, die einen Durchmesser von vielleicht $^1/_5$ desjenigen der Corpuskerne besitzen. Zum Teil grenzen sie zu mehreren unmittelbar aneinander, nur durch ihre dünnen, mehr oder weniger verschwommen erscheinenden Wände voneinander getrennt, zum andern liegen sie einzeln in der Grundmasse. Sie entsprechen offenbar den Vacuolenbildungen der eben betrachteten Form.

Übereinstimmend mit den Verhältnissen hinsichtlich des Eintritts und des Verlaufs des Nervus Corporis allati bei *Rhagonycha melanura*, läßt sich auch hier ein fibrillärer, hellerscheinender Strang bis in die Mitte des Corpus allatum hinein verfolgen.

Es bliebe mir noch übrig, kurz die Unterschiede im Bau der Corpora allata gegenüber den Pharyngealganglien hervorzuheben. Ganz abgesehen von der für beide charakteristischen Verteilung ihrer Zellkerne weichen sie insofern voneinander ab, als die Pharyngealganglienkerne zumeist kleiner als die Corpuskerne sind, kleinkörnigeres und schwächer gefärbtes Chromatin besitzen und daher bedeutend heller

als jene, ja fast durchsichtig erscheinen. Die Grundsubstanz des Ganglions zeigt centralwärts eine fibrilläre Struktur, peripher bildet sie von größeren und kleineren Hohlräumen durchsetzte Massen. Beide Bestandteile sind durch schwächere Färbbarkeit ausgezeichnet.

Wegen der Übereinstimmung ihres feineren Baues sowie ihrer Innervierung von seiten des Pharyngealganglions mit den Beobachtungen an den Canthariden, bzw. den hier noch mehr zutage tretenden Abweichungen gegenüber den Ganglien des Schlundnervensystems, die besonders in der maschigen bzw. vacuolisierten Struktur der Grundsubstanz zum Ausdruck kommen, möchte ich für diese Form die gleiche Annahme hinsichtlich ihrer Funktion machen wie bei den übrigen Coleopteren.

Larve. Hinsichtlich der Lagebeziehungen und des Baues der beiden Corpora allata der Larve, die in Fig. 13 auf Taf. X dargestellt sind, beschränke ich mich auf die Beschreibung derjenigen Verhältnisse, in denen beide Entwicklungszustände voneinander abweichen, denen daher eine Bedeutung für die Erkenntnis des Entwicklungsganges der in Frage stehenden Körper zukommt. Bei unveränderter Lage zu den Pharyngealganglien, von denen sich die Corpora allata scharf abheben, sind sie soweit ventralwärts verschoben worden, daß sie mit der Unterfläche des Darmes in gleichem Niveau und gleichzeitig unterhalb des Gehirns liegen. Diese letztere Erscheinung ist hauptsächlich in Lagerungsverhältnissen der Schlundcommissuren begründet. Bei der Larve nämlich ist das Oberschlundganglion annähernd der Längsachse des Darmes parallel, also von vorn nach hinten gerichtet. Ihren vordersten Bereich nehmen die Ursprungsstellen der Schlundcommissuren ein, in deren Nähe auch gleichzeitig die Pharyngealganglien wurzeln. Es tritt hier nun die merkwürdige Erscheinung auf, daß die Schlundcommissuren sich zunächst in der Richtung nach vorn auf die Flanken des Darmes herabsenken, hier umbiegen und in schrägem Verlaufe nach hinten in das Unterschlundganglion eintreten. Sie bilden also im ganzen einen nach vorn convexen Bogen vor dem Gehirn und Unterschlundganglion und bewirken, daß diese auf gleichen Transversalschnitten getroffen werden, und anderseits die Corpora allata sich unterhalb der ersteren befinden. Beim Imago dagegen hat sich das Gehirn aufgerichtet und ziehen vor allem die Commissuren, wie es allgemein die Regel ist, fast geradlinig schräg nach hinten unten zum Unterschlundganglion. Hier werden daher Ober- und Unterschlundganglion nacheinander auf verschiedenen Transversalschnitten getroffen.

Ihre charakteristische laterale Lage zum Darm bzw. dorsal-laterale zum Pharyngealganglion zeigen die Corpora allata auch hier. Damit sind sie auch gleichzeitig derart im Raume orientiert, daß ihre Breitenachsen oral-aboral verlaufen. Die Tracheen, welche sich beim Imago zumeist in angemessener Entfernung von den Corpora allata halten, sind ihnen hier unmittelbar benachbart.

Ihrer äußeren Form nach stellen sie annähernd ein Ellipsoid dar, dessen große d. h. Breitenachse senkrecht auf der Längsachse des Pharyngealganglions steht, so daß das Corpus allatum auch hier mit breiter, mehr oder weniger ebener Fläche an das Ganglion anstößt. Während beim Imago jedoch die beiden in der Querrichtung des Gebildes liegenden Pole soweit vorgebuchtet sind, daß sie die Basis des Ganglions an Ausdehnung übertreffen, liegt hier das umgekehrte Verhalten vor.

Die Größenmaße der Corpora allata, die nur ungefähr festgestellt werden konnten, sind in der Längsrichtung des Gebildes 24 $\mu$, in der Breite 45 $\mu$ und in der Höhe 32 $\mu$. Sie stehen damit den Pharyngealganglien an Größe nach. Dabei ist aber das Größenverhältnis des Corpus allatum zum Pharyngealganglion hier gegenüber der gleichen Relation beim Imago derart verschoben, daß eine zum Pharyngealganglion relative Größenzunahme der fraglichen Körper im Laufe der postembryonalen Entwicklung angenommen werden muß. Anderseits ist das Corpus allatum, wie ein Vergleich mit den Größenmaßen beim Imago zeigt, um die Hälfte kleiner als bei jenem. Es ist also zu der relativen Größenzunahme derselben auch noch eine absolute hinzugekommen.

Die das Organ zusammensetzenden Zellen sind auch hier durch das Verhalten ihrer meist ellipsoiden Kerne charakterisiert, die sich durch ihre Größe, bis zu 7,5 $\mu$ Durchmesser besitzend, und intensiv dunkle Färbung auszeichnen. In ihrer Verteilung und Zahl zeigen sie jedoch insofern wesentliche Unterschiede, als sie schon durch ihr zum Corpus allatum selbst nicht unbeträchtliches Größenverhältnis bedingt, nur in geringer Anzahl vorhanden sind und fast ausschließlich eine periphere Lage unter Bevorzugung der freien Oberfläche des Gebildes einnehmen. Sie bedingen damit die Bildung eines an Zellkernen armen, centralen bzw. dem Pharyngealganglion zugewandten, peripheren Raumes. Es liegen hier also im Jugendzustand jene Charaktere vor, die sich, wenn auch nicht in so scharfer Ausprägung, bei den Canthariden fanden. Mit der Größenzunahme der Corpora allata hat demnach gleichzeitig eine lebhafte Zellvermehrung eingesetzt,

und dahin geführt, daß im ausgebildeten Zustande das ganze Organ von zahlreichen, wenig größeren Kernen gleichmäßig und dabei regellos erfüllt ist. In einzelnen Fällen fand ich jedoch auch schon bei der Larve eine stärkere Anhäufung von Kernen. Diese selbst zeigen große, dunkle Chromatinkörner, die ihnen ein gesprenkeltes Aussehen verleihen.

Zum Schluß möchte ich noch an die Frage herantreten, ob die Pharyngealganglien schon im Larvenstadium jene eigentümliche Ausgestaltung der Oberfläche besitzen. In der äußeren Formgestaltung und in ihrem Verhalten gegenüber dem Pharyngealnerven zeigen sie keinerlei Abweichungen. Während sie sich nun auf Horizontalschnitten, statt in die Bildung von Vorsprüngen und Fortsetzungen einzugehen, in ungestörten Konturen darstellen, lassen Querschnitte jedoch schon kleinere, einfache Vorbuchtungen in geringer Anzahl erkennen, in denen gleichfalls Ganglienzellkerne liegen. Es findet sich also schon im Larvenstadium die Bildung jener beim ausgebildeten Tier in die Erscheinung tretender Vorsprünge und Fortsetzungen der Oberfläche angebahnt.

## *Hymenoptera.*

### Apocrita, Aculeata, Formicidae:

### *Lasius flavus* Fabr. und *niger* L.

Imago. Die Corpora allata treten, wie schon Meinert und Janet für die Formiciden angeben, bei *Lasius* in der Zweizahl auf. Ihre Lage hat letzterer, wie ich im historischen Teil dargetan habe, für *Myrmica rubra* sehr genau angegeben, desgleichen für *Lasius niger* bildlich dargestellt. Sie liegen auch hier im Bereich des Kopfes an den Seitenwänden des Oesophagus, diesem unmittelbar benachbart, zugleich aber ventralwärts über ihn hinausragend. Die beiden länglichen, der Längsrichtung des Darmes parallel laufenden Pharyngealganglien oder, wie sie Janet bezeichnet, die Ganglions sympathiques postcérébraux, die in der Medianebene über dem Darm durch eine breite Brücke miteinander verbunden sind, hier gleichzeitig das Dach der Aorta bildend, und die sich nach vorn zu in einen Zipfel verjüngen, befinden sich gleichfalls in unmittelbarer Nachbarschaft zu ihnen. Indem sie sich an den Seitenwänden des Darmes herabsenken, legen sie sich der median-dorsalen Partie der Corpora allata auf. Die diese Ganglien mit dem Gehirn in Verbindung setzenden, kurzen Pharyngealnerven, welche der Hinterfläche desselben nahe der Ursprungsstelle der Schlundcommissuren entspringen, treten lateralwärts in ihre Hauptmasse ein.

Das Schlundnervensystem dieser Form wird neben den paarigen Pharyngealganglien von dem Frontal- und dem Occipitalganglion = Ganglion oesophagien (Janet) gebildet. Das erstere, welches nur geringe Größe besitzt, liegt im vordersten Kopfabschnitt über dem Darm, wenig unterhalb der dorsalen, äußeren Chitinbekleidung und steht durch lange, feine Wurzeln mit dem Gehirn in Verbindung. Das Occipitalganglion, welches eine längliche, schwache Anschwellung des Nervus recurrens darstellt, befindet sich median über dem Darm wenig vor den Pharyngealganglien, so daß es in seinem hinteren Bereich von diesen zum Teil überdeckt wird. Die in Frage stehenden Organe, die paarigen Schlundganglien, sowie das Occipitalganglion werden daher auf gleichen Transversalschnitten angetroffen. Die Corpora allata liegen dabei in ihrer Gesamtheit dem Gehirn mehr genähert als die paarigen Pharyngealganglien.

Zum Tentorium stehen sie gleichfalls in topographischer Beziehung, indem sie sich dorsalwärts vom paramedianen Teil seines einen Querriegel bildenden Abschnitts befinden, und zwar etwas weiter entfernt, als es Janet für *Myrmica* angibt. Die Muskeln, Pharynxretractoren, die hier ihren Ansatz finden, ziehen ventralwärts an den Corpora allata vorüber. Die zu den fraglichen Organen benachbarte Lage einer Trachee, auf die auch Janet hinweist, konnte gleichfalls beobachtet werden. Zwei in den Kopf eintretende Tracheenstämme legen sich den Corpora allata unmittelbar dorsalwärts an. Zu sich selbst liegen die in Rede stehenden Organe symmetrisch, um die Breite des Darmrohres voneinander entfernt. Hinsichtlich ihrer eben geschilderten Lagebeziehungen zu den im hinteren Kopfbereich liegenden Organen und Bestandteilen des Schlundnervensystems verweise ich auf die zahlreichen Figuren in den Arbeiten Janets (Literaturverzeichnis Nr. 29 u. 30), die mit meinen Beobachtungen in guter Übereinstimmung stehen.

Ihrer Form nach sind die Corpora allata fast regelmäßig, kugelförmig bis ellipsoidisch. Dabei erscheint das Corpus allatum auf Transversalschnitten dorsalwärts gewölbt, ventralwärts dagegen mehr oder weniger flach. Was die Richtung dieses Ellipsoids anbetrifft, so verläuft seine größte Achse annähernd parallel derjenigen des Darmrohres. Von mittlerer Größe, die der der paarigen Schlundganglien nur um weniges nachsteht, besitzt ihre große Achse eine Länge von etwa 40 $\mu$, ihre kleine eine solche von 30 $\mu$, in dorsoventraler Richtung etwas weniger.

Wie auch Janet angibt, werden die in Frage stehenden, allseitig

scharf umrissenen Körper von einer mesodermalen Hülle umschlossen, deren Vorhandensein durch wenige, stark abgeplattete, kleine Kerne angezeigt wird, welche in Fig. 14 auf Taf. X in der Dreizahl auftreten. Von den Corpora allata ausgehende und irgend welche Nachbarorgane innervierende Nerven sind auch bei diesen Formen nicht vorhanden.

Was ihren inneren Bau anbetrifft, so erweisen sie sich als solide Körper. Die in charakteristischer Weise sich darstellenden Kerne nehmen, wie Fig. 14 auf Taf. X erkennen läßt, eine mehr oder weniger basale bzw. periphere Lage ein. Man kann daher einen kernführenden, peripheren Bezirk des Corpus allatum von einem kernfreien, centralen sondern. In JANETS Abbildungen kommt eine solche Verteilung der Zellkerne nicht zum Ausdruck. Die Größe der Kerne ist eine beträchtliche; sie besitzen einen Durchmesser von durchschnittlich 8—9 μ Länge. Dabei sind sie annähernd von gleicher Größe. Nur gelegentlich fand ich einen die andern an Größe bedeutend übertreffenden, länglichen Kern parallel der dorsalen Corpusfläche gelagert. Auch JANET zeichnet einmal in seinen sonst schematisch gehaltenen Figuren einen solchen größeren Kern. Ihrer Form nach kommen zumeist kugelige, daneben aber auch länglich gestaltete Kerne, auch solche die an einem Ende zugespitzt sind, zur Beobachtung. Wegen ihrer relativen Größe sind sie natürlich nicht zahlreich, immerhin jedoch so, daß sie einen dichten peripheren Belag des Corpus allatum bilden.

Die von einer deutlichen Membran umschlossenen Kerne enthalten ein Kernkörperchen und zahlreiche Chromatinkörner. Das erstere unterscheidet sich von den letzteren sowohl durch seine Größe als auch durch sein abweichend färberisches Verhalten. Während sich nämlich die ungleich geformten Chromatinkörner sehr lebhaft färben, sich daher scharf von ihrem hellen Untergrunde abheben, ist das Kernkörperchen, seiner Form nach zumeist länglich und um ein Mehrfaches die ersteren an Größe übertreffend, schwächer gefärbt. Die dunklen Chromatinkörner liegen ihm zum Teil an, so daß es wie mit Warzen besetzt erscheint. Die Verteilung der chromatischen Elemente im Kern ist derart, daß sich das Kernkörperchen central, zumeist wenig seitwärts verschoben befindet, die Chromatinkörner eine periphere Lage bevorzugen, zugleich aber auch den übrigen Raum in unregelmäßiger Weise erfüllen. Feinste, deutlich hervortretende chromatische Fäden sind durch den ganzen Kernraum ausgespannt und tragen in ihren Knotenpunkten die durch breite Zwischenräume voneinander getrennten Körner. Der übrige Kernraum erscheint hell gefärbt.

Die Grundsubstanz des Corpus allatum, die mehr oder weniger dunkel gefärbt ist und keine Zellgrenzen erkennen läßt, besitzt eine feinmaschige, netzartige Struktur. Die ungleich großen Maschen, die keine bestimmte Anordnung erkennen lassen, sind aus Körnchen und Fädchen von äußerster Feinheit aufgebaut. Sie sind von unbestimmter Form und erreichen eine Größe von etwa $^1/_4$ Kerngröße. Fig. 14 auf Taf. X bringt diese Verhältnisse nach einer Zeichnung zur Anschauung.

Die Frage nach der Innervation der Corpora allata dieser Formen muß ich offen lassen, da mir ein für die Beantwortung dieser Frage geeignetes Präparat, ehe ich genaue Aufzeichnungen gemacht hatte, durch einen unglücklichen Zufall verloren ging. Meine übrigen zahlreichen Schnittserien ließen mich hier gleichfalls im Stich. Wenn es aber auch nicht gelungen ist, an das Corpus allatum herantretende Nervenfasern des Pharyngealganglions zu beobachten, so ist doch daran festzuhalten, daß sich diese Ganglien den fraglichen Organen zum Teil wenigstens unmittelbar anlegen und daher, auch nach ihrem Verhalten bei andern Formen eine Innervation nicht unwahrscheinlich ist. Anderseits könnte es sich jedoch nur um eine periphere Verbreiterung dieses Nerven am Corpus allatum handeln, da ein Eintritt desselben mit Sicherheit nicht stattfindet, wie auch keine ihm zugehörigen Nervenkerne in den in Frage stehenden Organen zur Beobachtung kommen.

Unterschiede im feineren Bau der Corpora allata auf der einen und dem nervöser Centren, speziell der Schlundganglien auf der andern Seite, treten in der maschig-granulierten Grundsubstanz der ersteren und dem fibrillären Aufbau der letzteren zutage. Vor allem aber zeigen sie sich in den Kernverhältnissen. So übertreffen die Kerne der Corpora allata diejenigen der Schlundganglien um ein Vielfaches an Größe. Ihre Anordnung in den Corpora allata ist eine regelmäßige, im Occipitalganglion und den Pharyngealganglien dagegen weniger. Erstere zeichnen sich ferner im Gegensatz zu den beiden letzteren durch den Besitz zahlreicher größerer und intensiver sich färbender Chromatinkörner aus. Die ein Kernkörperchen und sehr wenig Chromatinkörner enthaltenden, hellen Pharyngealganglienkerne zeigen dagegen eine gute Übereinstimmung mit den Ganglienkernen des Gehirns.

Die Corpora allata der Formiciden können hiernach nicht als Ganglien aufgefaßt werden. Anderseits läßt ihr Bau nicht ohne weiteres einen Schluß auf ihre Funktion zu. Ob sie sich auch hier, nach ihrem Verhalten bei den später zu betrachtenden Apiden zu urteilen, als drüsige Organe mit vielleicht innerer Sekretion ansprechen lassen,

möchte ich nicht mit Sicherheit entscheiden. Immerhin zeigen sie ja in dem Chromatinreichtum ihrer großen Zellkerne entsprechende Verhältnisse, während sie jedoch in dem Mangel typisch ausgebildeter Zellen sowie in dem Fehlen eines eintretenden Nerven von jenen abweichen.

Larve. Die obigen Angaben über die Corpora allata der Ameisen mögen noch durch Mitteilungen über die der Larven der gleichen Formen ergänzt werden. Die beiden Corpora allata nehmen hier im großen und ganzen die entsprechende Lage ein, wie sie bei den ausgebildeten Tieren zur Beobachtung kommt. Nur insofern zeigen sich Unterschiede, als sie wenig vom Darm entfernt liegen und weiter nach vorn verschoben sind. Sie sind dadurch in unmittelbare Nachbarschaft zu der hinteren Gehirnfläche gekommen. Die Pharyngealganglien, die hier durch längere Nerven mit dem Gehirn in Verbindung stehend, von diesem weiter entfernt liegen, sind ihnen nicht mehr benachbart. Nur die Pharyngealnerven ziehen an ihnen vorüber. Eine Trachee findet sich auch hier in ihrer Nähe.

Die Form der Corpora allata der Larven ist am besten aus den Größenverhältnissen derselben zu erkennen. Diese sind eine Länge von 60 $\mu$, eine Breite von 50 $\mu$ und eine Höhe von etwa 35 $\mu$. Es handelt sich also um längliche Körper, deren Längsachsen in der Horizontalebene wenig nach vorn divergieren. Aus den obigen Daten resultiert ferner die bedeutungsvolle Tatsache, daß die Corpora allata der Larven nicht unbedeutend größer als die der ausgebildeten Zustände sind. Der Unterschied ist noch erheblicher, wenn man bedenkt, daß der Kopf der Larve zum mindesten halb so klein ist als der des Imago und anderseits das Gehirn im Laufe der postembryonalen Entwicklung enorm an Masse zunimmt.

Was ihren feineren Bau anbetrifft, so ist das Vorhandensein einer mesodermalen Hülle schwer nachweisbar. Zellgrenzen lassen sich auch hier nicht feststellen. Die Kerne zeigen, wenn auch nicht in so ausgesprochener Weise wie beim Imago eine periphere Lage. Ihre Größe ist beträchtlich und schwankt zwischen 9,5 und 14,5 $\mu$ in der Längsrichtung. Zumeist besitzen sie eine längliche Form, daneben kommen aber auch runde Kerne zur Beobachtung. Sehr auffällig ist dann vor allem ihre geringe Zahl. Während sie bei der ausgebildeten Form dicht gedrängt nebeneinander liegen, sind sie hier durch weite Zwischenräume voneinander getrennt. Es muß daher im Laufe der Entwicklung in den an Größe abnehmenden Corpora allata eine Zellvermehrung eingetreten sein. In ihrem Aufbau zeigen die Kerne,

die den Corpora allata hier ihr charakteristisches Aussehen verleihen, Übereinstimmung mit denjenigen des Imago.

Auch die Grundsubstanz scheint, soweit ich wegen nicht genügenden Materials etwas aussagen kann, den gleichen maschigen Aufbau zu besitzen. Sie ist zumeist dunkel gefärbt und zeigt eine mehr granulierte Beschaffenheit.

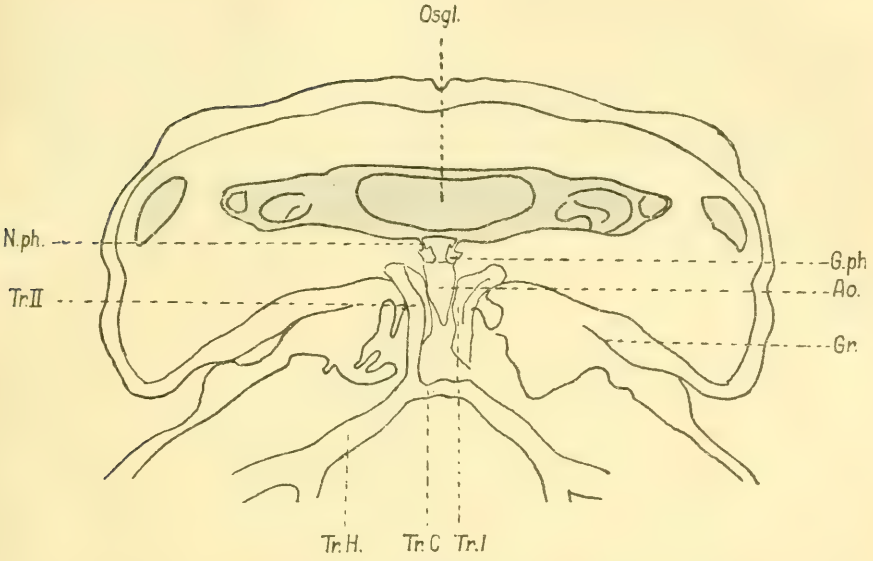
### Vespidae:

### *Vespa germanica* Fabr.

Imago. Die Lagebeziehungen der Corpora allata von *Vespa germanica* ordnen sich dem allgemeinen, für die Hymenopteren geltenden Plan unter. Da die hier vorliegenden Präparate besonders geeignet sind, einen Einblick in die obwaltenden Verhältnisse zu gestatten, so habe ich dieselben in den vier Textfiguren 1—4, S. 265—267, welche Schnitten aus den drei Richtungen des Raumes entnommen sind, wiedergegeben. Sie mögen im folgenden kurz erläutert werden.

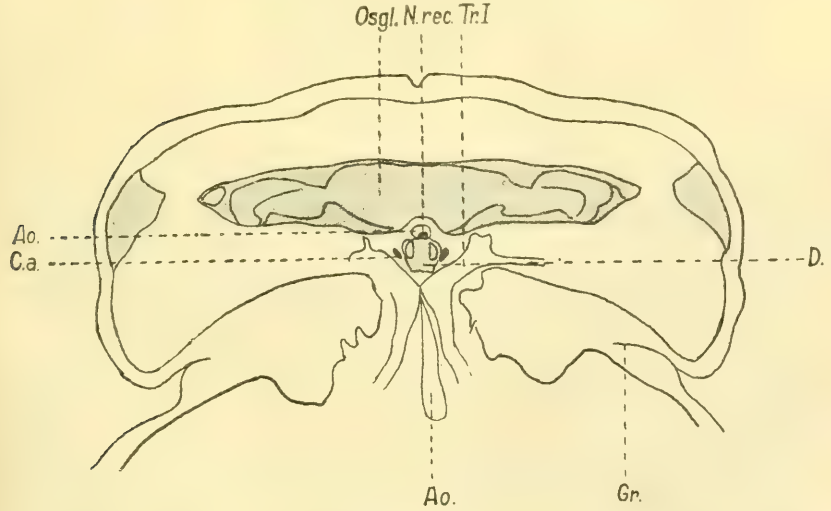
Die paarigen Corpora allata befinden sich im hinteren Kopfabschnitt vor dem Ausgange des Hinterhauptloches, dorsalwärts von den Seitenwänden des Oesophagus, da, wo dieser, in den Kopf eintretend, in seine dorsalste Lage emporsteigt, um sich nach vorn durch den Schlundring wieder wenig abwärts zu bewegen. Der Körpermediane genähert, befinden sich vor und über ihnen die beiden Pharyngealganglien, welche die Seiten der Aorta einnehmend, diese auf ein schmales Lumen einengen. Wenn in den Textfiguren 1 und 2 die Aorta sich als ein breiter Gefäßstamm darstellt, und ebenso, wie ich gleich vorwegnehmen will, die Form der Pharyngealganglien und der Corpora allata von den beiden andern Darstellungen abweicht, so liegt dies zum Teil an der wenig guten Konservierung, zum andern aber mag es auch in dem histolytischen Zustande dieses Objektes begründet sein. Die beiderseits von der Hinterfläche des Gehirns entspringenden Pharyngealnerven treten nach einem kurzen, geradlinigen Verlauf in die gleichnamigen, wenig mächtigen Ganglien ein, deren relativ einfache Formverhältnisse aus den Textfiguren ersichtlich sind. Die Corpora allata sind von der Hinterfläche des Gehirns weiter entfernt als die paarigen Schlundganglien, welche ihrerseits abweichend von dem allgemeinen Verhalten durch einen relativ breiten Zwischenraum von den in Frage stehenden Organen getrennt sind.

Außer den Pharyngealganglien stellt sich das Schlundnervensystem in dem hier stark entwickelten, länglichen Frontalganglion dar, welches in größerer Entfernung von der Vorderfläche des Gehirns




Textfig. 1.

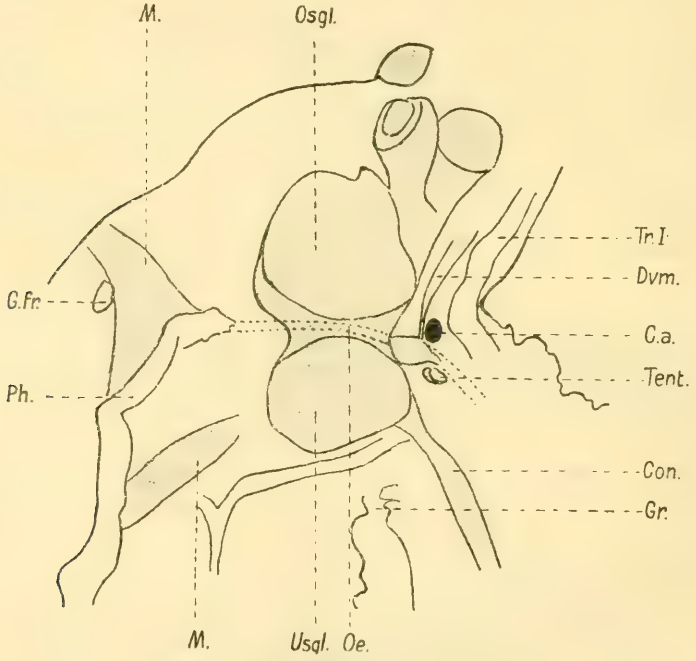
*Vespa germanica.* Imago. (Histolytischer Zustand.) Horizontalschnitt durch den Kopf und den vorderen Thoraxbereich. Vergr. 18. *Ao*, Aorta; *G.ph*, Ganglion pharyngeale; *Gr*, Grenze zwischen Kopf und Thorax; *N.ph*, Nervus pharyngealis; *Osgl*, Oberschlundganglion = Gehirn; *Tr.H*, Tracheenhauptstamm; *Tr.C*, Tracheencommissur, beide im Thorax; *Tr.I* und *Tr.II*, Tracheenäste, in den Kopf eintretend.




Textfig. 2.

*Vespa germanica.* Imago. (Histolytischer Zustand.) Etwa 0,1 mm tiefer gelegener Horizontalschnitt der gleichen Schnittserie wie Textfig. 1. Gleiche Vergrößerung und Bezeichnung. *C.a*, Corpus allatum; *D*, Darm; *N.rec*, Nervus recurrens.

unter der Frons, medianwärts über dem Darm liegt, wo dieser, nach unten umbiegend, sich zur Mundöffnung begibt. Der vom Ganglion frontale ausgehende rücklaufende Nerv bildet bei dieser Form einen dicken Strang, der innerhalb des Schlundringes und wenig hinter ihm eine längere Strecke weit sich durch den Besitz dorsal gelagerter, größerer Ganglienzellen auszeichnet. Ich bin geneigt, diese Bildung als Occipitalganglion in Anspruch zu nehmen. Irgend welche Verbindungen



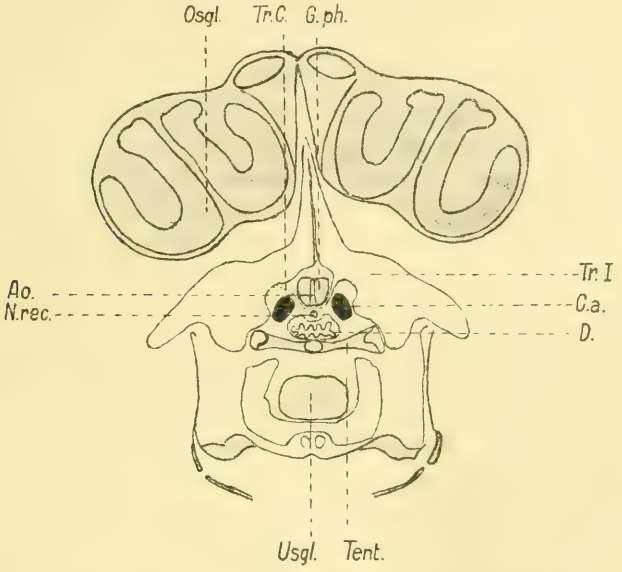

Textfig. 3.

*Vespa germanica.* Imago. Mit dem Medianschnitte kombinierter Paramedianschnitt durch den Kopf. Vergr. etwa 35. *C.a*, Corpus allatum; *Con*, Connectiv; *Dvm*, dorsoventraler, an der hinteren Gehirnwand verlaufender Muskel; *G.fr.*, Ganglion frontrale; *Gr*, Grenze zwischen Kopf und Thorax; *M*, Muskulatur; *Oe*, Oesophagus; *Osgl*, Oberschlundganglion = Gehirn; *Ph*, Pharynx; *Tent*, Tentorium; *Tr.I*, Tracheenast; *Usgl*, Unterschlundganglion.

zwischen den paarigen und unpaaren Bestandteilen des Schlundnervensystems bzw. zwischen diesen und den Corpora allata sind hier nicht vorhanden.

Der dorsalen Lage der letzteren gemäß liegt das Tentorium, welches in die Bildung eines mächtigen Querriegels eingeht, ventralwärts unter ihnen und zwar in gleicher Transversalebene. Hierunter befindet sich dann die Masse des Unterschlundganglions. In ihrer nächsten Nähe ziehen dorsoventrale Muskelbündel an ihnen vorüber, die

der hinteren Gehirnwand in geringem Abstande parallel laufend, an die Seitenteile des Oesophagus da, wo dieser seine dorsalste Lage erreicht, ansetzen. Durch den Hals treten in den Kopf zu beiden Seiten von Darm und Aorta ein Paar Tracheen ein, welche je einem im vorderen Thoraxbereich noch ungeteilten und hier durch eine Quercommissur miteinander verbundenen Tracheenhauptstamme entspringen. Von ihnen wendet sich der laterale als *TrII* bezeichnete Stamm seitwärts, während der mediane, an den Corpora allata vorüberziehend,




Textfig. 4.

*Vespa germanica.* Imago. Transversalschnitt durch den hinteren Kopfbereich. Vergr. 40. *Ao*, Aorta; *C.a*, Corpus allatum; *D.* Darm (Oesophagus); *G.ph*, Ganglion pharyngeale; *N.rec*, Nervus recurrens; *Osgl*, Oberschlundganglion = Gehirn; *Tent*, Tentorium (Querriegel); *Tr.I*, Trachee, an der Hinterwand des Gehirns emporsteigend; *Tr.C*, Tracheencommissur; *Usgl*, Unterschlundganglion.

an der hinteren Wand des Gehirns emporsteigt. Dieser Stamm legt sich einmal der lateralen Fläche der Corpora allata unmittelbar an, das andre Mal entsendet er einen feinen, medianwärts gerichteten Tracheenast, der zur median-dorsalen Corpuswand in Beziehung tritt. Er stellt eine kleine Quercommissur dar, welche zusammen mit dem Stamme eine Schlinge bildet, in der die Aorta dicht hinter den Pharyngealganglien aufgehängt ist. Die Corpora allata, die hier um Darmbreite voneinander entfernt sind, nehmen zur Körpermediane eine symmetrische Lage ein.

Die Längsachsen der Ellipsoide, in denen sich die Corpora allata

bei dieser Form darstellen, weichen wenig von der dorsoventralen Richtung ab, indem sich ihre dorsalen Partien einander nähern, ihre ventralen auseinander rücken.

Was ihre Größenverhältnisse anbetrifft, so mißt die große Achse des Ellipsoids etwa 100 $\mu$, die beiden kleinen etwa 73 $\mu$ bzw. weniger. Die Corpora allata nehmen hiernach im Vergleich zu dem mächtig entwickelten Gehirn, vornehmlich zu den Bestandteilen des Schlundnervensystems, wie z. B. den Pharyngealganglien nur eine mittlere Stellung ein. Den letzteren stehen sie um weniges an Größe nach. Immerhin stellen sie jedoch ganz ansehnliche Organe des Kopfes dar.

Die fraglichen Körper sind allseitig scharf umgrenzt. Da hier irgend welche Verbindungen nervöser Art zwischen den Corpora allata und den benachbarten Organen, wie besonders den Pharyngealganglien nicht festgestellt werden konnten, so ist in Übereinstimmung mit den Formiciden, aber abweichend von den gleich näher zu betrachtenden Apiden, *Chalicodoma muraria* und *Bombus spec.*, eine Hilusbildung nicht vorhanden. Eine mesodermale Hülle von mittlerer Breite, deren Anwesenheit sich auch durch ihre kleinen, sehr schmalen Kerne verrät, umschließt die Organe.

Das mosaikartige Aussehen der Schnitte durch die Corpora allata wird durch ihre dichtgedrängten Kerne bewirkt, welche gleichmäßig verteilt, kaum einen centralen Bezirk freilassen. Ihrer Form nach stellen sie sich zumeist in eiförmigen oder elliptischen Umrissen dar. Von relativ zum Corpus allatum selbst beträchtlicher Größe messen ihre Achsen 15 $\mu$ und 7 bzw. 8,5 $\mu$. Dabei lassen sich Größenunterschiede zwischen ihnen feststellen.

Eine deutliche Kernmembran umschließt den hellen Binnenraum, in welchem die chromatischen Bestandteile sich das eine Mal in einem den ganzen Kern durchspannenden Netz von feinsten Fäden, das andere Mal in großen Körnern darstellen, welche als Verdickungen der Fäden in ihren Knotenpunkten auftreten. Diese chromatischen Körner, die sich stets in relativ beträchtlichem Abstande voneinander befinden, so daß der Kern immerhin noch hell erscheint, liegen im Centrum des Kernes entfernt von seiner Peripherie verteilt. Ein besonderes Kernkörperchen ist nicht vorhanden. Die Pharyngealganglienkerne sind im Vergleich zu den Kernen der Corpora allata bedeutend kleiner. Die länglich runden Formen zeigen keine so ausgesprochen chromatische Sonderung ihrer Bestandteile, sind vielmehr im ganzen diffus gefärbt.

Die Grundsubstanz der Corpora allata, in welcher Zellgrenzen

nicht mit Sicherheit festgestellt werden können, ist ihrer Struktur nach feinmaschig. Die einzelnen Maschen sind von ungleicher Größe und werden von einer flockig granulierten Masse in unscharfer Abgrenzung gebildet. Auch bei dieser Form gibt der feinere Bau der Corpora allata keinen genügenden Aufschluß über ihre Funktion. Mit Sicherheit läßt sich allerdings ihre nervöse Natur in Abrede stellen, was aus ihren eben geschilderten Kernverhältnissen sowie aus dem Aufbau ihrer Grundsubstanz folgt.

Puppe. Die topographischen Verhältnisse der Corpora allata bei der Puppe stehen in guter Übereinstimmung mit den am Imago gemachten Beobachtungen. Die auch hier annähernd ellipsoidisch gestalteten Gebilde zeigen auf Horizontalschnitten einen eiförmigen Umriß mit aboralwärts gerichtetem, stumpfen Pol.

Ihre Größe ist eine beträchtliche, indem ihre große Achse etwa 120 $\mu$ und die beiden kleinen etwa 68 $\mu$ bzw. mehr messen. Wenn auch diese Zahlen bei einem Vergleich mit den beim Imago festgestellten nicht ohne einen gewissen Vorbehalt zu benutzen sind, so muß doch bei der Umwandlung der Puppe zum Imago auch bei den Vespiden eine Größenabnahme der Corpora allata angenommen werden.

In ihrem Bau stimmen sie vollkommen mit dem der ausgebildeten Form überein. Da mir gerade Schnitte von wenigen $\mu$ Dicke zur Verfügung standen, so möchte ich in aller Kürze nochmals auf die Kernverhältnisse eingehen. Diese zeigen fast durchweg die gleiche Größe wie beim Imago. Zuweilen beobachtete ich jedoch sehr langgestreckte Formen, z. B. solche von 25 $\mu$ Länge. Sie sind von einer feinen Membran umschlossen. Wenige große Chromatinkörner, die auch hier nur centralwärts liegen, werden durch feinste Fäden miteinander in Verbindung gesetzt. Neben diesen chromatischen Bestandteilen liegen in den Knotenpunkten der Fäden sowie an der Kernmembran, und zwar hier dicht nebeneinander, äußerst feine Körnchen, welche die letztere wie mit Warzen besetzt erscheinen lassen.

Larve. Hinsichtlich der Corpora allata der Larve möchte ich nur mitteilen, daß es sich hier um annähernd ellipsoid gestaltete Gebilde handelt, welche ebenso wie bei der Puppe mit ihrem zugespitzten Pol oralwärts gerichtet sind, während sich das hintere Ende verbreitert. Die Größenmaße stimmen ungefähr mit denjenigen der Puppe überein, wenn die Corpora allata hier nicht vielleicht noch um weniges größer sind als bei jener.

Es ist also daran festzuhalten, daß in Übereinstimmung mit den Formiciden in der postembryonalen Entwicklung von *Vespa*

*germanica* eine Größenabnahme der betreffenden Organe zu konstatieren ist, die hier, wenn auch absolut genommen gering, so doch relativ beträchtlich ist, wenn man in Rücksicht zieht, daß gleichzeitig das Gehirn wie auch der Kopf an Größe zugenommen haben.

### Apidae:

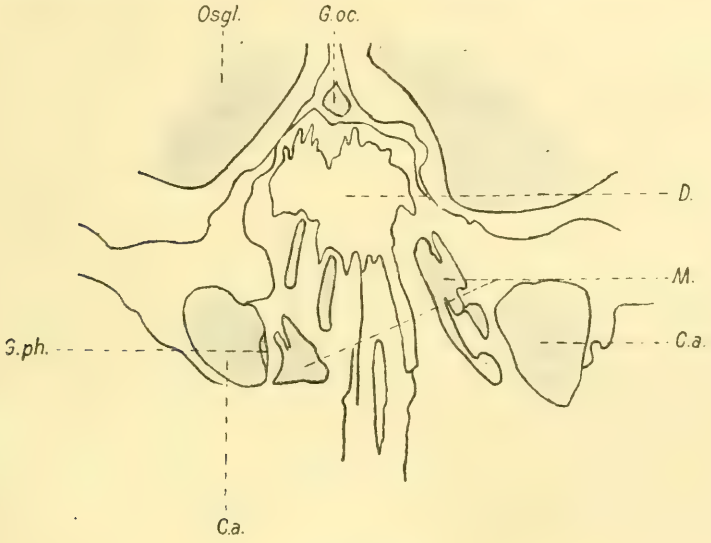
Von den Apiden, deren Corpora allata hinsichtlich ihrer Lage in guter, wenn auch in einzelnen Punkten abweichender Übereinstimmung mit denen der Vespiden stehen, kommen die Imagines von *Apis mellifica*, *Bombus spec.*, wahrscheinlich *lapidarius* und *Chalicodoma muraria* zur Untersuchung, von denen die letztere Form deswegen besondere Beachtung verdient, als durch die Untersuchungen von Bürger die Corpora allata der Embryonen, Larven und Puppen derselben bereits bekannt sind. Da dieser Autor neben einer kurzen Darstellung seiner Ergebnisse hinsichtlich der Corpora allata, die im historischen Teil wiedergegeben wurde, ein gutes Figurenmaterial geliefert hat, ohne dieses selbst erläutert zu haben, so werde ich, soweit dasselbe zu einem Vergleich mit meinen Feststellungen herausfordert, des näheren darauf eingehen. Die stets paarig auftretenden Corpora allata der drei obigen Formen zeigen hinsichtlich ihrer Lage viel Übereinstimmung. Es sollen daher die Lagebeziehungen bei *Chalicodoma muraria* zugrunde gelegt werden, und unter Bezug hierauf nur die Abweichungen bei den beiden anderen Objekten bzw. Lageverhältnisse, die bei ihnen leichter erkennbar, eine eingehendere Darstellung zulassen, Erwähnung finden.

#### *Chalicodoma muraria* Fabr.

Die fraglichen Gebilde liegen im hinteren Bereich des Kopfes zu beiden Seiten des Darmes und zwar seines ventralen Teiles, unterhalb dessen sie noch eine Strecke weit verfolgt werden können. Sie befinden sich etwas hinter dem Durchtritt des Oesophagus durch den Schlundring, also in einer gewissen, wenn auch geringen Entfernung von der Hinterfläche des Gehirns. Ihrer ventralen Lage am Darm entsprechend, sind sie nicht unweit von der Aorta entfernt und liegen gleichzeitig in der Nachbarschaft des ventral unter ihnen liegenden Unterschlundganglions. Man trifft daher auf gleichen Transversalschnitten in typischer Weise Unterschlundganglion, Darmrohr und Corpora allata. Unmittelbar vor ihnen, gleichzeitig ihre mediane und dorsale Begrenzung bildend, erstrecken sich die paarigen Pharyngealganglien.

Diese mittelgroßen Organe liegen mit ihrer Hauptmasse über

dem Darm an den Flanken der Aorta, dorsalwärts miteinander verschmolzen, ventralwärts divergierend. Das hier auf gleichen Transversalschnitten getroffene Occipitalganglion nimmt die Basis der Aorta ein, derart, daß ihr Lumen von den drei Ganglien auf ein schmales dreieckiges Rohr eingeengt wird. Die paarigen Schlundganglien ziehen sich dann in der Richtung wenig schräg nach hinten an den Seitenwänden des Oesophagus herunter bis zu den Corpora allata, deren dorsalen Teil sie kappenartig umfassen, während sie sich zu gleicher Zeit noch als schmales Band an der medianen Fläche der Corpora




Textfig. 5.

*Chalicodoma muraria*. Imago. Horizontalschnitt durch die Kopfregion hinter dem Gehirn. Vergr. etwa 100. *C.a*, Corpus allatum; *D*, Darm; *G.oc*, Ganglion occipitale; *G.ph*, Ganglion pharyngeale, in der medianen Nische des Corpus allatum liegend; *M*, Muskulatur; *Osgl*, Oberschlundganglion = Gehirn.

allata verfolgen lassen. Hier sind sie einer von den in Frage stehenden Körpern gebildeten Nische eng angeschmiegt, wie dies Textfigur 5 erkennen läßt. Eine Verbindung zwischen dem Nervus recurrens bzw. Ganglion occipitale und den Pharyngealganglien, wie sie Bürger angibt, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen; sie ist aber bei *Apis mellifica* vorhanden. Vielleicht ist sie hier nur aus Mangel an vollständigen Schnittserien der Beobachtung entgangen. Der rücklaufende Nerv, welcher aus dem mittelgroßen, median über dem Darmrohr unter der Stirn gelegenen Frontalganglion entspringt, zeichnet sich bis zum Occipitalganglion durch seine breite Mächtigkeit aus,

eine Erscheinung, auf die auch Bürger hinweist, und die gleicherweise bei *Vespa germanica* zur Beobachtung kam. Das durch den Besitz dorsal gelagerter Ganglienzellen ausgezeichnete Occipitalganglion stellt sich als eine langgestreckte Bildung dar.

Über die Lagebeziehung der Corpora allata zum Tentorium vermag ich nur nach ihrem Verhalten in früheren Entwicklungsstadien (Bürger) und nach den bei *Bombus* und *Apis* gemachten Beobachtungen auszusagen, daß ihre hintere Partie offenbar in geringer Entfernung über ihm gelegen ist. Die unmittelbare Nachbarschaft zu einem mächtigen Tracheenstamm ist darin gegeben, daß zwei horizontale, der hinteren Gehirnfläche parallel laufende Stämme ihre laterale Begrenzung bilden. Es sind offenbar die seitlichen, unteren Teile der den Darm überbrückenden Quercommissur, deren dorsale Bestandteile ich nicht weiter verfolgen konnte. Ich verweise dieserhalb auf die bei *Apis mellifica* gemachte Darstellung. Eine feinere, hier entspringende Trachee tritt an die Lateralfläche der Corpora allata heran, biegt um ihren hinteren Pol herum und läßt sich bis zur medianen Seite verfolgen. Sie übernimmt wohl die Versorgung der in Frage stehenden Organe, ohne jedoch in ihr Inneres einzudringen, wie dies offenbar nach Bürgers Darstellung für die Puppe anzunehmen ist. Von vorn nach hinten ziehende Muskelbündel schieben sich zwischen die Corpora allata und das Darmrohr und drängen erstere dadurch soweit seitlich, daß sie selbst um mehr als Darmbreite auseinander liegen. Bei allen drei zur Untersuchung kommenden Apiden nehmen die Corpora allata stets eine symmetrische Lage in bezug auf die Körpermediane ein.

Ein Vergleich der hier geschilderten Lageverhältnisse, die zum Teil aus der Textfigur 5 ersichtlich sind, mit denjenigen, wie sie Bürger in seinen Figuren wiedergegeben hat, erfährt insofern eine Einschränkung, als die letzteren verschiedenen Transversalschnitten durch den Kopf entnommen sind. Abgesehen von den für die Embryonen geltenden Abbildungen 158 und 159, stellt Fig. 160 (junge Larve) einen Schnitt durch den vorderen, Fig. 161 (ältere Larve) einen solchen durch den hinteren Teil der Corpora allata dar, während in Fig. 162 (Puppe) die fraglichen Gebilde oralwärts getroffen sind. Dies läßt sich daraus schließen, daß im ersteren Falle eine in das Lumen der Aorta beiderseits hineinragende, dunkel gezeichnete Vorbuchtung, die als Pharyngealganglion in Anspruch genommen werden muß, im oberen Bereich des Gefäßstammes liegt, während im zweiten Falle die paarigen Schlundganglien überhaupt nicht mehr getroffen sind. Fig. 162

zeigt dann die Corpora allata und Pharyngealganglien unmittelbar nebeneinander.

Hinsichtlich dieses letzteren Falles möchte ich gleich an dieser Stelle darauf hinweisen, daß Bürger selbst die hier obwaltenden Verhältnisse nicht richtig erkannt hat, indem er von den Corpora allata aussagt, daß sie »medianwärts kleinkernig zu werden scheinen«. Dieser kleinkernige Bestandteil gehört aber gar nicht den Corpora allata an, sondern stellt, wie oben angegeben wurde, den medianwärts von denselben sich erstreckenden und beim Imago in einer Nische der fraglichen Körper gelegenen Teil der Pharyngealganglien dar. Im Zusammenhang mit diesem Irrtum steht dann auch das Ergebnis, zu dem Bürger kommt, indem nach ihm die Corpora allata in gar keinem Zusammenhang mit den übrigen Teilen des Eingeweidenervensystems stehen, während tatsächlich eine Innervation der in Frage stehenden Körper durch die Pharyngealganglien vorliegt, wie weiter unten auseinander gesetzt werden soll.

Was nun die Frage einer etwaigen Lageveränderung der Corpora allata des Imago gegenüber den früheren Entwicklungsstadien anbetrifft, so scheint dieselbe, nach Bürgers Angaben zu urteilen, in oral-aboraler Richtung kaum eingetreten zu sein, um so mehr jedoch in der Transversalebene. Während sie hier beim Embryo und der Larve stets der ventralen Seitenfläche des Darmes benachbart gezeichnet sind, liegen sie im Puppenstadium dorsalwärts über demselben, zu beiden Seiten des flachen Gefäßstammes. Ihre von mir angegebene Lage beim Imago dagegen stimmt wieder mit derjenigen der Embryonen und Larven überein. Es müßte hiernach angenommen werden, daß die Corpora allata, nachdem sie im Puppenstadium dorsalwärts vom Darm gerückt sind, beim Imago wieder an ihren ursprünglichen, bei Embryonen und Larven innegehabten ventralen Lagerungsort verschoben wurden.

Ihre Form ist unregelmäßig. Während sie sich auf Transversalschnitten in Übereinstimmung mit Bürgers Fig. 159 und 160 als Ellipsen darstellen, liefern Horizontalschnitte das in Textfigur 5, sowie in Fig. 15 auf Taf. X wiedergegebene Bild. Die Corpora allata besitzen hiernach oralwärts ihre größte Breite, während sie sich nach hinten zu bis zu einem gewissen Grade verschmälern. Wie das linksseitige Corpus allatum der Textfigur zeigt, bildet dasselbe im vorderen Bereich eine median gerichtete, kurze und breitflächige Vorbuchtung, durch deren Herausbildung die oben erwähnte Nische zustande kommt. Oral- und lateralwärts nimmt ihre Masse, gleichsam hervorquellend, nicht

unbedeutend an Umfang zu. Der Längsrichtung des Oesophagus parallel laufend, rücken ihre ventralen Teile wenig auseinander.

Was ihre Größe anbetrifft, so messen sie in der Längsrichtung des Körpers, abgesehen von der vorderen seitlichen Vorbuchtung etwa 130 $\mu$, nahezu das Gleiche in der dorsoventralen. Ihre Breite beträgt etwa 65 $\mu$, im vorderen ausgebuchteten Bereich etwa 90 $\mu$. Die Größenverhältnisse der Corpora allata sind daher absolut genommen, als auch in bezug auf die Pharyngealganglien, die ihnen an Größe nachstehen, nicht unbeträchtlich. Wie aus den Darstellungen Bürgers hervorgeht, haben sie im Laufe der Entwicklung eine allmähliche Größenzunahme erfahren. Allem Anschein nach ist beim Übergang aus dem Puppenstadium zum Imago eine weitere, wenn auch geringfügige Vergrößerung derselben eingetreten.

Von ihrer Umgebung, also auch von den sie begrenzenden paarigen Schlundganglien sind die Corpora allata scharf abgesetzt. Medianwärts, etwa in der Mitte ihrer Längserstreckung zeigen sie eine wenig ausgesprochene Einziehung, die der bei andern Formen beobachteten Hilusbildung parallel zu setzen ist. Abgesehen von dem dort eintretenden Nervenfaserzug, der weiter unten eingehender betrachtet werden soll, läßt sich an keiner Stelle der Oberfläche der Corpora allata irgend ein austretender Nerv feststellen, wie auch Bürgers Figuren keine derartigen Bildungen zeigen. Es handelt sich also bei dieser Form wie auch bei den beiden anderen, von mir untersuchten Apiden um ein nicht innervierendes Organ.

Es ist von einer feinen Hülle umschlossen, die sich durch die Gegenwart länglich schmaler, der Peripherie parallel laufender Kerne verrät. Eine Sonderung in chromatische Elemente lassen die auf Schnitten etwa 6 × 1,2 $\mu$ messenden Kerne kaum erkennen, sie stellen sich vielmehr als einfache dunkle Striche dar.

Was den inneren Bau der Corpora allata anbetrifft, so sind dieselben zunächst dadurch charakterisiert, daß sie typisch gegeneinander abgegrenzte Zellen besitzen. Nach Bürgers Darstellungen lassen nur die Corpora allata der älteren Larve, Fig. 161, Zellgrenzen erkennen, während sie im späteren Puppenstadium, Fig. 162, fehlen sollen. Hinsichtlich der Zahl der Zellen zeigen die Transversalschnitte Bürgers beim Embryo etwa 100 Kerne, bei der Larve etwa 60 Kerne bzw. Zellen, bei der Puppe etwa 90 Kerne. Bei den Imagines finde ich nur etwa 20 Kerne bzw. Zellen auf den entsprechenden Schnitten. Selbst wenn man in Rücksicht zieht, daß diese Zahlen nicht unmittelbar miteinander verglichen werden können, so läßt sich doch das Er-

gebnis Bürgers, daß die Größenzunahme der Corpora allata auf einer Vergrößerung und nicht auf einer Vermehrung ihrer Zellelemente beruht, bestätigen bzw. dahin erweitern, daß noch eher eine Zellverminderung eingetreten sein muß.

Entsprechend ihrer geringen Zahl zeigen die Zellen eine relativ große Flächenausdehnung auf Schnitten. Sie messen z. B. 24 × 15 $\mu$, die größte der beobachteten Zellen sogar 48 × 17 $\mu$. Ihrer Form nach sind sie verschieden und zwar mehr oder weniger unregelmäßig. Die zumeist länglichen Zellen liefern auf Schnitten polygonale Figuren mit abgerundeten Ecken. Nicht immer grenzen sie unmittelbar aneinander, wobei sie sich zum Teil ineinander keilen, sondern lassen gleichsam Intercellularräume frei, die, wie ich gleich zeigen werde, von den Nervenfaserzügen eingenommen werden. Oral- und besonders lateralwärts sind die Zellen zumeist kleiner und liegen so zahlreicher im gleichen Raume als aboral- und medianwärts, wo sich auch die größten Zellen und Zellkerne befinden.

Ihr charakteristisches Gepräge verleihen den Corpora allata die Zellkerne. Dieselben sind zumeist von rundlicher, gelegentlich auch elliptischer Form. Annähernd von gleicher Größe zeichnen sich jedoch einige durch ganz besondere Größenverhältnisse aus. Im Durchschnitt besitzen sie eine Flächenausdehnung von etwa 12 × 10 $\mu$, der größte von mir gemessene Kern sogar 24 × 12 $\mu$. Er gehört der obigen größten Zelle an. Die Kerne nehmen zumeist eine mittlere Lage in den Zellen ein, befinden sich jedoch auch gelegentlich peripher an der Zellgrenze. Vielfach erfüllen sie den größten Teil der Zellen selbst, so daß sich ihr plasmatischer Teil nur auf einen mehr oder weniger kleinen, peripheren Bezirk beschränkt. Ihre Verteilung im Corpus allatum ist in erster Linie durch die der Zellen selbst gegeben. So liegen sie lateralwärts dichter nebeneinander als im medianen, großzelligen Teil des Corpus allatum. Ebenso befinden sie sich in der oralen Vorbuchtung in größerer Anzahl. In einem einzigen Falle fand ich in einer Zelle zwei Kerne.

Diese selbst besitzen eine sich gut abhebende, feine Kernmembran. Die chromatischen Bestandteile der Kerne weichen von denjenigen, welche für die Kerne der Apiden charakteristisch sind und sich in Form feinster, voneinander getrennter Körnchen darstellen, insofern ab, als sie miteinander verbackene, gröbere Massen bilden, die die mannigfaltigsten und meist unregelmäßige Formen annehmen. Was sie zunächst auszeichnet, ist ihre auffallend dunkle Färbung, die dadurch noch kontrastreicher wird, daß sie in einem hellen Kernraum liegen. Mit Heidenhains Eisenhämatoxylin sind sie fast vollkommen

schwarz gefärbt. Infolgedessen treten sie ungemein scharf auf den Schnitten durch die Corpora allata hervor und verleihen diesen ein ganz besonders charakteristisches Gepräge, wie ein Blick auf Fig. 15 auf Taf. X zeigt. Die chromatischen Elemente sind im Kern in unregelmäßiger Weise verteilt. Zum großen Teil schmiegen sie sich seiner Peripherie an, zum andern nehmen sie jedoch auch den Binnenraum ein. Vielfach ist der centrale Kernraum mehr oder weniger frei von Chromatinbestandteilen und erscheint dann hell. In einigen charakteristischen Fällen zeigen die Kerne eine zusammengeknäuelte, centrale Masse und wenige, peripher gelegene Körner. Die erstere ist häufig so dunkel gefärbt, daß sie keinerlei Einzelheiten erkennen läßt. Wo sie jedoch einen Einblick gestattet, bildet sie mannigfach gewundene, breite Bänder und isolierte Komplexe, die durch Aneinanderlagerung zahlreicher chromatischer Elemente zustande kommen. Auch die peripheren Körner sind keine einfachen Bildungen, sondern setzen sich aus solchen chromatischen Bausteinen zusammen. Diese selbst sind von rundlicher, auch z. B. dreieckiger Schnittfläche, sehr klein und erscheinen durch ihren hellen Binnenraum und ihre dunkle Umrandung wie feine Bläschen. Isoliert finden sie sich seltener. Wenig breite, im Verhältnis zur Größe der chromatischen Massen sehr feine, nicht so intensiv gefärbte Fäden verbinden diese miteinander. Ein Kernkörperchen ist nicht vorhanden. Auch in Bürgers Figuren sind die Kerne dunkel gezeichnet und besitzen ein Chromatin, das in Form von Körnchen und Bändern den Raum erfüllt.

Was den plasmatischen Teil der Zellen bzw. die Grundsubstanz der Corpora allata anbetrifft, so zeigt dieselbe eine ausgesprochene Granulierung. Die Körnchen sind jedoch nicht gleichmäßig auf der Fläche verteilt, sondern zeigen wabenartige Bildungen, deren feinste Wände nicht scharf hervortreten, sondern nur durch die sich hier in Fäden ausziehenden, körneligen Massen zustande kommen. Das Ganze bekommt dadurch eine lockere Struktur.

In einigen Zellen liegt ein rundliches, gut abgegrenztes Gebilde, welches sich durch seine homogene, wenig dunkle Färbung auszeichnet. Es handelt sich vermutlich um ein Zellprodukt excretorischer oder sekretorischer Natur.

Wie ich bereits oben erwähnt habe, wird das Corpus allatum von seiten des Pharyngealganglions aus innerviert. Der Nerv, Nervus Corporis allati, der bei der unmittelbaren Aneinanderlagerung beider Organe keinen freien Verlauf zeigt, und daher auch bei dieser Form eines Perineuriums entbehrt, tritt von der Medianseite her, etwa in

der Mitte durch eine Hilusbildung in das Corpus allatum ein. In seiner Begleitung finden sich kleine Nervenkerne, wie sie selbst im Pharyngealganglion zur Beobachtung kommen. Der etwa 7 $\mu$ breite Faserzug verläuft nach seinem Eintritt in das Corpus allatum fast senkrecht zur Peripherie etwa 24 $\mu$ und gabelt sich sodann in zwei Äste von annähernd gleicher Mächtigkeit, von denen sich der eine in fast geradlinigem Verlaufe zur oralen, der andre zur aboralen Partie des Corpus allatum begibt. Was den ersteren anbetrifft, so konnte ich denselben fast unmittelbar bis unter die den oralen Pol deckende Hülle des Corpus allatum verfolgen, wo er fast noch dieselbe Mächtigkeit besitzt wie an seinem Gabelursprung.

Der Verlauf der Nerven zeigt sich auch durch die Gegenwart der oben erwähnten kleinen Nervenkerne an, die sich besonders an dem Gabelungspunkt, aber auch an den distalen Enden der Faserzüge, sowie auf ihrem sonstigen Wege finden. Fig. 15 auf Taf. X zeigt sie am Nervenstamm und an seiner Gabelungsstelle. Zumeist liegen sie zu mehreren benachbart. Sie sind nicht immer gleich groß, dabei aber um ein Vielfaches kleiner als die Kerne des Corpus allatum. Von rundlich länglicher Form lassen sie eine deutliche Sonderung in mehrere Chromatinkörner erkennen. Da diese Kerne mit denjenigen der Pharyngealganglien selbst gut übereinstimmen, so besitzen die Kerne des Corpus allatum auch diesen gegenüber einen enormen Größenunterschied. Selbst die großen Gehirnkerne stehen weit hinter den Corpuskernen zurück.

Soweit in Bürgers Abbildungen ein Vergleich mit den nervösen Organen möglich ist, tritt dieser Unterschied nicht so deutlich zutage. Für den Embryo und die junge Larve gilt vielmehr das umgekehrte Verhalten hinsichtlich der Kerngröße, während sich im Puppenstadium die beim Imago zur Ausbildung gekommenen Verhältnisse bereits angebahnt finden.

Was die Frage nach der funktionellen Bedeutung der Corpora allata anbetrifft, so läßt sich zunächst mit Sicherheit ihre nervöse Natur in Abrede stellen, eine Ansicht, die ja auch bereits von Bürger vertreten wird. Die hier durch typische Grenzen voneinander gesonderten Zellen zeigen nicht die geringste Ähnlichkeit mit Ganglienzellen, wie anderseits bereits auf den Unterschied zwischen den Kernverhältnissen der Corpora allata und den nervöser Centren hingewiesen wurde. Auch lassen sich hier wie bei allen von mir untersuchten Hymenopteren keine von ihnen ausgehenden Nervenfasern beobachten.

Der Umstand, daß die Corpora allata von seiten des Pharyngeal-

ganglions in der oben geschilderten Weise innerviert werden, berechtigt zu der Annahme, daß sie irgend eine Funktion im Leben des Insekts zu erfüllen haben. Soweit sich aus der Lage und dem Bau der Corpora allata überhaupt auf ihre mutmaßliche Funktion schließen läßt, bin ich geneigt, sie als Drüsen mit innerer Sekretion anzusprechen, wofür meines Erachtens die Größe der Zellen und Kerne, der Chromatinreichtum der letzteren, die dunkle Färbung dieser und der Grundsubstanz, sowie überhaupt das ganze Habitusbild, das sie auf Schnitten liefern, spricht. Auch das von mir als Zellprodukt im Inneren einiger Zellen der Corpora allata dieser Form angesprochene Gebilde würde sich gleichfalls für diese Auffassung ins Feld führen lassen.

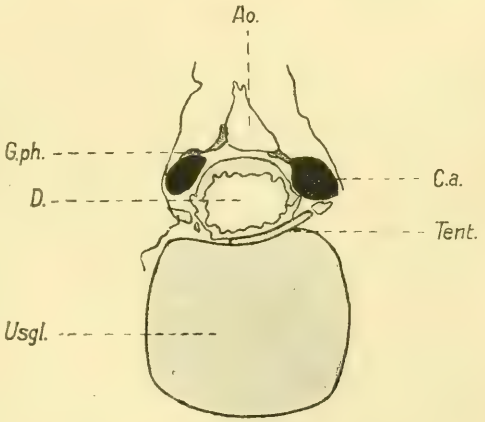
*Bombus spec.* Latr.

Die Corpora allata erstrecken sich bei dieser Form bis zum dorsalen Teil der Seitenwand des Oesophagus und treten damit in Lagebeziehung zur Aorta, die auf Querschnitten die Form eines gleichschenkligen Dreiecks mit kurzer Basis zeigt, welch letztere dem Darmrohr aufliegt und in deren Mitte der Nervus recurrens angetroffen wird. Die aus der Hinterfläche des Gehirns entspringenden und sich der Mediane nähernden Pharyngealnerven treten nach einem kurzen Verlauf neben dem dorsalen Teil der Aorta in die ventral-laterale Partie der gleichnamigen Ganglien ein, in denen sie sich eine Strecke weit isoliert verfolgen lassen, bevor sie sich in ihnen auflösen.

Diese Ganglien weisen auch bei dieser Form Unterschiede gegenüber typischen Ganglien auf, die einmal in ihren eigentümlichen Formverhältnissen, das andre Mal in ihrer Verteilung von Fasersubstanz und Ganglienzellen gegeben sind. In ihrem oralen Bereich als schmaler Strang die Aorta überbrückend, ziehen sie sich weiter nach hinten in breiter Mächtigkeit an den Flanken derselben herunter und treten schließlich, die basalen Ecken der Aorta einnehmend, an die dorsale und mediane Fläche der Corpora allata heran. Dabei ist noch hervorzuheben, daß sie in Übereinstimmung mit dem Verhalten des Nervus recurrens und des Ganglion occipitale der Innenwand der Aorta angelagert sind, so daß ihre freie Oberfläche in das Lumen derselben hineinragt, eine Beobachtung, die auch bei *Chalicodoma muraria* gemacht werden konnte. In ihrem hinteren Bereich nehmen die Pharyngealganglien mehr und mehr an Mächtigkeit ab. Sie gabeln sich in zwei ungleich starke Fortsetzungen, von denen die laterale das Corpus allatum innerviert, während die mediane Hauptfortsetzung sich zwischen dem in Rede stehenden Organe und dem Darm erstreckend, einerseits

dem ersteren unmittelbar aufliegt und dieses kappenartig umfaßt, anderseits sich fast bis zur Ventralfläche des Oesophagus verfolgen läßt. Dieser letztere Teil entsendet offenbar äußerst feine Fäden an die Muskulatur des Darmes. Unmittelbar vor seinem Austritt aus der Aorta, der wenig oralwärts von den Corpora allata stattfindet, geht der Nervus recurrens in eine sehr kurze Anschwellung über, die wegen des Vorhandenseins dorsal gelagerter, großer Ganglienzellen als Occipitalganglion anzusprechen ist. Irgend welche Verbindungen zwischen diesem unpaaren Teile des Schlundnervensystems auf der einen und den paarigen Bestandteilen oder den Corpora allata auf der andern Seite konnten nicht festgestellt werden.

Entsprechend ihrer dorsalen Lage am Oesophagus sind die fraglichen Gebilde vom Unterschlundganglion weiter entfernt als bei *Chalicodoma muraria*. Ventral unter ihnen erstreckt sich der Querriegel des Tentoriums, der das Darmrohr vom Unterschlundganglion trennt. Über dieser chitinösen Einstülpung gelegene, dem Darmrohr parallel laufende Längsmuskelbündel bilden die ventrale, von den Seiten des Tentoriums ausgehende und in schrägem Verlaufe an die dorsalen Seitenwände des Oesophagus ansetzende Muskeln die aborale Nachbarschaft der Corpora allata. Je einer ansehnlichen Trachee liegen sie mit ihrer lateralen Fläche an. Oralwärts neben den Corpora allata breitet sich ein Tracheenkapillarnetz aus. Dasselbe stellt sich in Form von Fäden und gefensterten Membranen dar; es läßt einen Spiralfaden nicht erkennen und bekundet seine Zugehörigkeit zum Tracheensystem durch die charakteristischen Kerne, die sich durch ihre Größe, das Fehlen einer Kernmembran und wenige große, dunkle Körner im mittleren Abstande voneinander auszeichnen. Die hier geschilderten Lageverhältnisse sind, allerdings nur zum geringen Teil aus der Textfigur 6 sowie aus Fig. 16 auf Taf. X ersichtlich.




Textfig. 6.

*Bombus* spec. Imago. Transversalschnitt durch die Corpora allata und ihre Umgebung. Vergr. etwa 50. *Ao*, Aorta; *C.a*, Corpus allatum; *D*, Darm; *G.ph*, Ganglion pharyngeale; *Tent*, Tentorium; *Usgl*, Unterschlundganglion.

Die Corpora allata stellen sich als eiförmige Gebilde dar, deren große Achsen in der Transversalebene liegen und wenig zur horizontalen geneigt sind. Ihre Verlängerungen würden sich über dem Darm, vielleicht im Centrum der Aorta schneiden. Der spitze Eipol ist ventrallateral gerichtet, der stumpfe dorsal-median. Der letztere ist dadurch ausgezeichnet, daß sich in seiner Mitte eine Hilusbildung einstellt, in welche der das Corpus allatum innervierende Nervenfaserzug des Pharyngealganglions eintritt.

Was die Größe der in Frage stehenden Körper anbetrifft, so ist dieselbe absolut genommen wie auch in bezug auf die Pharyngealganglien, die ihnen abgesehen von ihrer Längserstreckung an Größe nachstehen, nicht unbeträchtlich und zwar mißt ihre große Achse etwa 112 $\mu$, ihre kleine etwa 85 $\mu$.

Ihre Begrenzung ist allseitig scharf, sowohl nach der freien Oberfläche hin als auch nach der vom Pharyngealganglion gebildeten Kappe, wo sich zum Teil ein äußerst feiner Spalt zwischen beide einschiebt. Immer kann man beide Organe durch ihre verschiedene Farbtönung, sowie durch ihre voneinander abweichende, innere Struktur unterscheiden. Beachtenswert ist die Erscheinung, daß sich die Umrandung des Gebildes auf Schnitten nicht als eine in sich geschlossene, ungestörte Kurve darstellt, sondern einen schwach wellenförmigen Verlauf zeigt, was wohl zum einen Teil daran liegt, daß die gleich zu betrachtenden Corpuszellen, wenn auch nur in geringem Grade an der Formbestimmung des Ganzen teilnehmen, zum andern vielleicht in dem durch die Konservierung bewirkten Auseinanderweichen der Zellen seinen Grund haben mag.

Eine sehr feine Hülle umschließt das Corpus allatum; ob allseitig läßt sich schwer entscheiden. Ihre Kerne finden sich häufiger, sind länglich und messen etwa 5 × 1,5 $\mu$. Sie lassen eine deutliche Sonderung in ihre chromatischen Elemente erkennen, ihr Kernraum erscheint mehr oder weniger hell.

Hinsichtlich ihres feineren Baues stimmen die Corpora allata von *Bombus spec.* mit denen von *Chalicodoma muraria* zunächst darin überein, daß sie aus deutlich voneinander gesonderten Zellen zusammengesetzt sind. Bei der mir vorliegenden Schnittserie sind allerdings keine eigentlichen Zellgrenzen sichtbar, wohl aber haben sich die einzelnen Zellen, wie schon oben erwähnt wurde, durch die Konservierung wenig gelöst und sind durch feine Spalten voneinander getrennt. Die Zellen, die in mittlerer Anzahl den Schnitt erfüllen, zeigen zumeist keine einfachen Umrisse. Sie schachteln sich in mannigfacher Weise

ineinander. Ihre Größe beträgt im Durchschnitt 24 bzw. 15 $\mu$. Daneben konnte ich jedoch auch solche von etwa 27 × 18 $\mu$ Durchmesser auf Schnitten feststellen. Dieser ansehnlichen Größe entsprechend wird das Corpus allatum nur von einer beschränkten Anzahl von Zellen aufgebaut.

Wie die Zellen, so liegen auch die zugehörigen Kerne über den ganzen Querschnitt verteilt, jedoch so, daß sie peripher wohl zahlreicher getroffen werden als im Centrum. In der Regel nehmen sie annähernd die Mitte der Zellen ein und sind ihnen, wenn sie längliche Schnittfiguren liefern, in ihrer Längserstreckung gleichgerichtet. Sehr häufig kommen langgestreckte Kernformen zur Beobachtung, die sich im Extrem als stabförmige Kerne darstellen. In andern Fällen liefern sie jedoch kreisrunde oder eiförmige Umrisse, daneben aber auch die mannigfaltigsten, zum Teil völlig unregelmäßigen Schnittfiguren. Von beträchtlicher, aber wechselnder Größe messen ihre Achsen im Durchschnitt 15 bzw. 10 $\mu$. Daneben konnte ich auch z. B. einen fast 22 $\mu$ langen und 8,5 $\mu$ breiten stabförmigen Kern feststellen. Diesen Zahlen nach zu urteilen, nehmen die Kerne einen beträchtlichen Teil der Zellen ein. Aber auch zum Corpus allatum selbst ist ihre relative Größe recht ansehnlich. Anderseits stellen die im Pharyngealganglion zerstreut liegenden, sehr zahlreichen Ganglienzellkerne, deren Durchmesser zumeist 4,8 bis 5,5 $\mu$ messen, nur $^1/_2$ bis $^1/_3$ der Corpuskerndurchmesser dar. Selbst die Ganglienzellkerne des benachbarten Unterschlundganglions zeigen durchweg bedeutend kleinere Dimensionen.

Der Kern selbst läßt eine Membran kaum erkennen. Seine chromatischen Bestandteile stellen sich in drei Bildungen dar, nämlich in sehr zahlreichen, nur centralwärts gelegenen, größeren Chromatinkörnern, in peripheren, sehr feinen Körnchen und in äußerst feinen Fäden, welche die einzelnen Elemente miteinander in Verbindung setzen. Die ersteren sind intensiv dunkel gefärbt und durch eine schmale Zone von dem feinkörnigen, peripheren Chromatin, welches den Kern trotz des Mangels einer deutlichen Membran von der Umgebung scharf abhebt, getrennt, so daß der Kern selbst gleichsam doppelt konturiert erscheint. Der centrale Teil ist in seiner Gesamtheit durch die größeren Chromatinkörner dunkel gefärbt.

Hinsichtlich des plasmatischen Teiles der Zellen läßt sich nur eine charakteristische, dunkle Färbung und eine äußerst feine Granulierung konstatieren, ein maschiger Aufbau ist dagegen nicht vorhanden.

Wie schon oben erwähnt wurde, buchtet sich das Pharyngeal-

ganglion in seiner lateral-ventralen Partie sich verschmälernd, vor und dringt als fibrillärer Faserzug, in dessen Begleitung sich die charakteristischen kleinen Nervenkerne befinden, in den dorsal-medianen Pol des Corpus allatum ein. Fig. 16 auf Taf. X bringt diese Verhältnisse zur Anschauung. Der Nervus Corporis allati, welcher sich besonders durch seine hellere Färbung und durch die Gegenwart der kleinen Nervenkerne im Corpus allatum verfolgen läßt, löst sich nach kurzem Verlauf in einige Äste auf, welche zwischen den Corpuszellen verlaufen, zum Teil auch hier fast bis zur Peripherie vordringen. Die kleinen, länglichen, vielfach an beiden Enden ein wenig zugespitzten, mehr diffus gefärbten Kerne, die auch bei dieser Form um ein Vielfaches kleiner sind als die Corpuskerne, finden sich auf den Schnitten durch das in Rede stehende Organ in größerer Anzahl. Zumeist liegen sie paarweise in geringem Abstande einander gegenüber und deuten mit ihrer Längsrichtung zugleich den Verlauf des Nerven an. Da, wo mehrere Zellen zusammenstoßen, finden sie sich gleichfalls zu mehreren nebeneinander.

Der Unterschied der Corpora allata und der nervösen Centren, speziell der Schlundganglien in ihren Zell- und Kernverhältnissen ist auch hier ein so großer, daß man gar nicht auf den Gedanken kommen kann, es hier mit Ganglien zu tun zu haben. Meines Erachtens muß auch für *Bombus spec.* aus den gleichen Gründen wie für *Chalicodoma muraria* eine drüsige Funktion der Corpora allata angenommen werden.

### *Apis mellifica* L.

Die Corpora allata sind hier noch mehr, als es schon bei *Bombus spec.* im Gegensatz zu *Chalicodoma muraria* beobachtet werden konnte, dorsalwärts verschoben worden, so daß nur noch ihr ventraler Teil mit dem Oesophagus in Berührung steht, während ihre Hauptmasse bereits über dem Niveau des Darmes liegt. Damit treten sie auch hier in Beziehung zur Aorta. Der hinteren Fläche des Gehirns sind sie näher gerückt als bei *Chalicodoma muraria*, derart, daß sie am Ausgange des Schlundrings in seine unmittelbare Nachbarschaft treten, wie dies Fig. 17 auf Taf. X zur Darstellung bringt. Da es sich hier um eine Arbeitsbiene handelt, so erstreckt sich das Gehirn, wie dies auch aus den Darstellungen von Jonescu hervorgeht, mit seiner Hinterfläche der Hinterwand der Kopfkapsel in geringem Abstande parallel. Die Corpora allata liegen daher im hintersten Bereich des Kopfes, wenig über dem Ausgange des Hinterhauptloches.

Auch die dorsal-median von den Corpora allata gelegenen Pharyn-

gealganglien grenzen mit einer ausgedehnten Fläche an die des Gehirns an, so daß die unweit der Mediane aus dem Gehirn entspringenden Pharyngealnerven unmittelbar in die gleichnamigen Ganglien und zwar in ihren ventralen Teil übergehen. Mit ihrer dorsalen Partie stehen die beiden Pharyngealganglien in der Mediane miteinander in Verbindung, während sich ihre Hauptmassen getrennt voneinander an der Hinterfläche des Gehirns herunterziehen, sich den Corpora allata anlegen und eine Strecke weit medianwärts von ihnen zu verfolgen sind. Ihre größte Längserstreckung haben sie also annähernd in dorsoventraler Richtung, in welcher sich auch unmittelbar an dem Gehirn herunterziehend, ein Paar Muskelbündel befinden, die zunächst lateral von den paarigen Schlundganglien gelegen, schließlich einen von dem Gehirn, den Corpora allata und den Pharyngealganglien eingeschlossenen Raum einnehmen.

Vom Schlundnervensystem möge noch das Occipitalganglion Erwähnung finden, welches wenig vor den Pharyngealganglien innerhalb des Schlundringes gelegen ist. Es wird jederseits durch einen Nerven, welcher nach schräg hinten verläuft, mit dem Pharyngealganglion verbunden. Diese Nerven ziehen unmittelbar an den Corpora allata vorüber, ohne jedoch Fasern an die in Rede stehenden Organe abzugeben.

Entsprechend der dorsalen Lage der Corpora allata liegt das Tentorium in größerer Entfernung ventralwärts unter ihnen. Ihre freie Oberfläche wird von einer ansehnlichen Trachee umfaßt, die sich eine Strecke weit bis zu ihrer Medianfläche verfolgen läßt, während ein von ihr ausgehender, sich zum Gehirn wendender, feinerer Tracheenast die Begrenzung ihrer lateralen Seite bildet. Der Tracheenstamm stellt auch hier, wie es von Bürger bei *Chalicodoma muraria* angegeben wird, jedoch an meinen Präparaten, von denen die dorsalen Schnitte ausgefallen waren, nicht einwandfrei festgestellt werden konnte, eine den Darm bogenförmig überspannende Quercommissur dar, deren medianer Teil am meisten dorsal gelegen ist. Durch diesen in gewisser Weise mit der Erstreckung der Pharyngealganglien übereinstimmenden Verlauf liegt der Tracheenstamm auch unmittelbar den Ganglien an.

Auf diese Erscheinung, die auch bei andern Formen zur Beobachtung kommt, weise ich deshalb besonders hin, weil vielfach aus der unmittelbaren Aneinanderlagerung von Corpora allata und Tracheen auf eine Innervation der letzteren durch erstere geschlossen worden ist, die Corpora allata dieserhalb die Bezeichnung Tracheen-

ganglien erhalten haben, während hier aus der gleichen Lagebeziehung zwischen Pharyngealganglion und Trachee eine gleiche Annahme gemacht werden könnte, ganz abgesehen davon, daß für beide und am wenigsten für die Corpora allata keinerlei Tatsachen vorliegen, welche eine hier stattfindende Innervation wahrscheinlich machten.

Die äußere Form der Corpora allata dieses Objektes kann einem Ellipsoid verglichen werden, dessen kleine Achsen nach zwei zueinander senkrechten Richtungen ungleiche Größe besitzen und zwar derart, daß die in der Transversalebene gelegene Achse länger ist als die oral-aborale. Paramedianschnitte zeigen daher das Corpus allatum in einer und zwar mit stumpfen Polen ausgezeichneten Ellipse, Horizontalschnitte in einem eiförmigen Umriß mit medianwärts gerichteter Basis. Während die große Achse des Ellipsoides parallel der Hinterfläche des Gehirns und damit annähernd senkrecht zu dem in den Schlundring eintretenden Darm verläuft, sind die großen Achsen des Eiumrisses so gerichtet, daß sie wenig nach vorn divergieren.

Die Größenmaße der drei Corpusachsen sind 150 $\mu$, 133 $\mu$ und etwa 90 $\mu$. Die fraglichen Gebilde zeigen demnach auch hier eine ansehnliche Größe, welcher die der Pharyngealganglien allerdings nur um weniges nachsteht.

Die Corpora allata sind allseitig deutlich abgegrenzt, nur an der dem Pharyngealganglion zugewandten Fläche sind sie weniger scharf umschrieben. Eine Hilusbildung, wie sie bei den beiden andern Vertretern der Apiden zur Beobachtung kam, ist nicht vorhanden. Das Pharyngealganglion grenzt hier mit breiter Fläche an den dorsalmedianen Teil des Corpus allatum an, und zwar in der schon bei andern Formen zur Beobachtung gekommenen, kappenartigen Form. Eine das Corpus allatum umschließende, sehr feine Hülle läßt sich aus dem Vorhandensein von Hüllkernen schließen, die sich als kurze, gleichmäßig dunkel gefärbte Linien parallel der Peripherie darstellen. Ihr Vorkommen ist gering.

Auch bei dieser Form setzt sich das Corpus allatum aus relativ wenigen, gegeneinander abgegrenzten Zellen zusammen. Die Zellformen treten besonders dadurch zutage, daß sie sich z. B. bei Anwendung der Farbstoffe Boraxcarmin-Anilinblau verschieden intensiv färben, so daß man gelegentlich neben einer dunkel gefärbten Zelle eine helle findet. Mehr durch diesen Umstand als durch die Ausbildung einer besonderen Zellgrenze kommt die Abgrenzung der einzelnen Zellen gegeneinander zustande. Ihrer Form nach sind sie verschieden, neben rundlichen und elliptischen Formen finden sich

längliche, an beiden Enden zugespitzte, die zum Teil durch lange Ausläufer ineinander greifen. Auch liegen sie nicht in einfacher Fläche nebeneinander, sondern zeigen eine mehr oder weniger ausgebuchtete und ausgezackte Begrenzung. In Fig. 17 auf Taf. X ist das Corpus allatum nur in seinem dorsalen Teile getroffen worden und besteht dort aus zwei charakteristischen Zellen, die sich durch ihre Größe auszeichnen. Auf Schnitten messen sie etwa 38 × 20 $\mu$; daneben finden sich aber noch größere Zellen. Sie entsprechen in ihren Größenverhältnissen ungefähr denjenigen der eben behandelten Apiden, sind hier vielleicht noch um weniges größer. Naturgemäß wird das ganze Organ nur von relativ wenigen Zellen zusammengesetzt.

Ihre Kerne nehmen zumeist die Mitte ein und sind in ihrer Verteilung im Corpus allatum an die der Zellen selbst gebunden. Immerhin finden sie sich vielleicht peripher häufiger als central. Sie stellen sich selbst in runden, zumeist aber länglich elliptischen bis eiförmigen Umrissen dar. Ihre Größe beträgt auf Schnitten im Mittel 12 × 10 $\mu$. Einzelne Kerne weichen hiervon jedoch durch ihre bedeutendere Größe ab. Zur Zelle selbst sind sie zwar relativ groß, aber immerhin so, daß sie noch von einem ansehnlichen plasmatischen Teile derselben umschlossen werden. Auch zum Corpus allatum selbst sind die Kerne von relativ ansehnlicher Größe.

Was ihren Bau anbetrifft, so heben sie sich mit ihrer deutlichen, starken Kernmembran ungemein scharf von der Umgebung ab. Im Inneren enthalten sie äußerst zahlreiche, gleichmäßig verteilte und stets voneinander gesonderte Chromatinkörnchen, die durch Fäden, welche den ganzen Raum durchspannen, miteinander in Beziehung gesetzt werden. Der Kernmembran liegen sehr feine Körnchen an, während in geringer Entfernung von ihr und im ganzen Inneren wenig größere Körner liegen, die jedoch immerhin so klein sind, daß man von einem feinkörnigen Chromatin sprechen kann. Mit Heidenhains Eisenhämatoxylin sind sie fast schwarz gefärbt. Ein Kernkörperchen ist nicht vorhanden.

Über die Grundsubstanz der Zellen läßt sich wenig aussagen. Sie stellt sich zumeist in einer gleichmäßigen, feinkörneligen Substanz dar, die jedoch in andern Fällen weniger von einer Gleichmäßigkeit zeigt. Dunkler gefärbte Zellen lassen zumeist mehr eine Granulierung erkennen, die helleren andeutungsweise einen maschig granulierten Aufbau.

Was die Innervationsverhältnisse der Corpora allata bei dieser Form anbetrifft, so findet mit Sicherheit ein Eintritt von Nerven-

fasern ins Innere nicht statt, was sich darin zeigt, daß im Gegensatz zu den beiden andern, von mir untersuchten Apiden fibrilläre Faserzüge, sowie diesen zugehörige, nach den Beobachtungen an den Coleopteren nicht immer notwendige kleine Nervenkerne in den Corpora allata nicht gefunden werden. Ob eine oberflächliche Innervierung der in Frage stehenden Organe nach Art der bei *Tenebrio molitor* beobachteten Verhältnisse stattfindet, vermag ich nicht zu entscheiden. Was ich hierüber aussagen kann, ist, daß einmal die Pharyngealganglien bzw. ihre netzartig angeordnete Fasermasse, in welcher die kleinen Zellkerne aufgehängt erscheinen, und die Corpora allata wohl hüllenfrei unmittelbar aneinander liegen, und daß das andre Mal gerade an dieser Stelle eine Anhäufung von Pharyngealganglienkernen konstatiert werden kann. An das Corpus allatum herantretende, isolierte Faserzüge habe ich jedoch nicht beobachten können.

Auch bei dieser Form ist der Unterschied zwischen den Corpora allata auf der einen und den Ganglien, wie den paarigen Schlundganglien auf der andern Seite ein in die Augen springender. Ich verweise dieserhalb auf Fig. 17 auf Taf. X, auf welcher die Corpora allata, das Gehirn und die Pharyngealganglien nebeneinander getroffen sind. Die letzteren besitzen kleine, länglich runde, helle Kerne mit undeutlicher Kernmembran, wenige Chromatinkörner und ein Kernkörperchen; die Gehirnkerne, die gleichfalls wenig Chromatin und ein typisches Kernkörperchen besitzen, sind ebenfalls im ganzen hell. Den Unterschied zwischen der feinen granulierten Grundsubstanz der Corpora allata und der fibrillären Struktur der Ganglien brauche ich kaum hervorzuheben.

Hinsichtlich ihrer mutmaßlichen funktionellen Bedeutung verweise ich auch hier auf das bei *Chalicodoma muraria* Gesagte, von dem die Corpora allata dieser Form allerdings darin abweichen, daß sich kein eintretender Nerv konstatieren läßt.

## *Rhynchota.*

### Hemiptera, Gymnocerata (Geocores), Lygaeidae: *Pyrrhocoris apterus* L.

Die Feuerwanzen, von welchen Objekte der verschiedensten Größe bzw. Alters zur Beobachtung kamen, (sie fanden sich in großer Menge an der Wallmauer hinter den Gewächshäusern des botanischen Gartens), zeichnen sich durch eine besonders eigentümliche Ausgestaltung der hier zu behandelnden Organe aus. Dieselben treten, wie dies auch Bugnion für das von ihm als »Ganglion cardiaque« bezeich-

nete Homologon angibt, in der Einzahl auf. Es ist ein unpaares und gleichzeitig unsymmetrisch gelagertes und gebautes Gebilde.

Im allgemeinen entspricht seine Lage derjenigen, wie sie bei den bisher betrachteten Formen zur Beobachtung gekommen ist. Das Corpus allatum schiebt sich hier, wie dies Fig. 22 auf Taf. XI erkennen läßt, gleichsam von einer Seite her zwischen Darm und Aorta ein, wobei es der letzteren näher liegt als dem ersteren. Vom Gehirn ist es durch die dazwischen liegenden, paarigen Schlundganglien getrennt. Wie das Gehirn als kompakte Masse den hintersten Bezirk des Kopfes einnimmt, so gilt dies natürlich um so mehr von den paarigen Schlundganglien und dem Corpus allatum, vielleicht ist letzteres bereits in thoracalen Bereich verschoben worden.

Das Schlundnervensystem dieser Form wird neben dem durch kurze Wurzeln mit dem Gehirn verbundenen, schwach entwickelten Frontalganglion und dem seiner Hinterfläche entspringenden rücklaufenden Nerven durch die eben erwähnten Ganglia pharyngea, sowie durch das mediane Occipitalganglion vorgestellt. Das letztere, welches eine Anschwellung des Nervus recurrens bildet, ist der Längsachse des Darmes gleichgerichtet, über ihm gelagert, von geringer Größe und langgestreckter Form und durch Brücken mit den paarigen Ganglien verbunden. Jene sind wenig hinter dem unpaaren Ganglion gelegen. Sie sind der Wandung der Aorta ventralwärts zu beiden Seiten angeheftet, so daß dadurch das in Fig. 22 auf Taf. XI zur Anschauung gebrachte, auch bei andern Formen zur Beobachtung gekommene Bild zustande kommt, auf welchem der Gefäßstamm als auf einem Querschnitt getroffen die Form eines Dreiecks zeigt, dessen basale Ecken die beiden Pharyngealganglien einnehmen. Die am hinteren, wenig seitlichen Umfang des Gehirns entspringenden, sehr kurzen Wurzeln dieser Ganglien, die Nervi pharyngeales, biegen nach der Medianebene zu um, so daß dadurch die Ganglien in die Nachbarschaft von Aorta und Darm gelangen. In der Medianebene stoßen sie selbst zusammen. Hier liegt dann unmittelbar hinter und wenig ventral von ihnen das zur Querachse des Körpers etwas geneigte Corpus allatum. Dadurch, daß es nicht auf gleicher Höhe mit den Schlundganglien liegt, ist es wenigstens zum Teil der Masse des Unterschlundganglions benachbart, wie dies Fig. 21 auf Taf. X zeigt.

Auch bei *Pyrrhocoris apterus* treten tracheale Bestandteile an das in Rede stehende Organ heran. Es zieht hier ventral unter ihm der eine der beiden, vom ersten Stigmenpaar kommenden und in seinem Verlaufe bis zum Corpus allatum sich verzweigenden Tracheenstämme

aufwärts nach vorn, um sich, wie sein Gegenüber an die Hinterfläche des Gehirns da anzulegen, wo diese den paarigen Schlundganglien benachbart ist. Dieser Stamm berührt für eine kurze Strecke die ventral-oral gerichtete Fläche des Corpus allatum, wo dieses, worauf ich gleich näher zu sprechen kommen werde, neben dem Darmrohr gelegen ist. Von den eben beschriebenen Tracheenstämmen zweigen sich hinter dem Schlundring ein Paar Äste ab, welche nach hinten ziehend die Basis der Aorta zu beiden Seiten begleiten. Von ihnen schmiegt sich die mit dem Corpus allatum auf gleicher Seite befindliche Trachee gleichzeitig seiner dorsalen Wandung unmittelbar an. Dieser Ast löst sich nun des weiteren in feine Tracheen auf, die sich einmal zum Pharyngealganglion der gleichen Seite, das andre Mal an das Corpus allatum selbst begeben. Letztere legen sich in weiterer Verzweigung zum einen Teil dem in Rede stehenden Organ auf, zum andern treten sie in dasselbe hinein. Den Verlauf der Tracheenröhrchen im Corpus allatum selbst werde ich bei Besprechung seines inneren Baues eingehend behandeln.

Die innige Verflechtung des in Rede stehenden Organes mit Tracheen macht sich auch bei einer makroskopischen Präparation dieses Gebildes geltend. Am besten läßt sich diese ausführen, indem die dorsale Decke des Thorax mittels Schere abgelöst wird, und dann die über der Aorta befindlichen Massen beiseite geschoben werden. Das Corpus allatum bleibt dann beim Herausheben der Gefäßbahn durch die beide miteinander verknüpfenden Tracheen als eine kleine Anschwellung an ihrem vorderen Ende haften.

In einiger Entfernung hinter und über dem Corpus allatum befinden sich ansehnliche, drüsenartige Bildungen, welche die Speicheldrüsen dieser Form darstellen, und deren Ausführungsgänge lateralwärts in einiger Entfernung an ihm vorüberziehen. Die asymmetrische Lage des in Rede stehenden Organs, die Hand in Hand mit einer asymmetrischen Formgestaltung geht, äußert sich darin, daß das Corpus allatum, wie dies ja auch Fig. 22 auf Taf. XI gut zur Darstellung bringt, in seiner Hauptmasse neben der Medianebene des Körpers und damit auch neben dem Darm liegt, während ein kleinerer, mehr oder weniger spitz zulaufender Teil sich über ihm befindet. Mit wenigen Ausnahmen, zu denen auch das zur Herstellung eines Plattenmodelles benutzte Objekt gehört, nach welchem die Fig. 18, 19 und 20 der Taf. X gezeichnet wurden, konnte ich feststellen, daß das Corpus allatum stets auf der linken Seite des Darmes lag. Immerhin scheint nach den abweichenden Fällen zu urteilen, eine strenge Gesetzmäßigkeit in dieser

Lagebeziehung zwischen Corpus allatum und Darmrohr nicht zu bestehen.

Seiner äußeren Form nach ist das fragliche Organ, wie schon erwähnt wurde, unregelmäßig. Man könnte es sich durch Vereinigung zweier ungleich großer und gestalteter Teile entstanden denken. Die kleinere, über dem Darm gelegene Partie zeigt die Form eines langgestreckten, vorn abgestumpften und hinten mehr oder weniger zugespitzten Körpers von fast trapezoidischem Querschnitt. Mit seiner der Basis des Trapezes entsprechenden Fläche ist er dem andern Teile des Corpus allatum angefügt. Diese neben dem Darm gelegene Hauptmasse setzt sich nun scharf gegen den eben beschriebenen Teil ab, wie dies der einspringende Winkel in der Fig. 19 auf Taf. X erkennen läßt und reicht eine Strecke weit tiefer als der Darm. Sie zeigt annähernd die Gestalt einer Halbkugel, welche sich mit ihrer Grundfläche dem kleineren Teilstück angelegt hat und in dieser Fläche in drei Richtungen vorgebuchtet ist, so daß das Corpus allatum, besonders nach hinten spitz ausläuft. Bei jüngeren Objekten kamen Formverhältnisse zur Beobachtung, welche, wie dies ja auch der birnförmig gestaltete Querschnitt durch das Corpus allatum in der oben zitierten Figur erkennen läßt, von der eben beschriebenen abweichen, so daß ich geneigt bin, Altersunterschiede in bezug auf die äußere Form anzunehmen.

Was die Größenverhältnisse des Corpus allatum anbetrifft, so konnte ich auch hier feststellen, daß diese in erster Linie in Abhängigkeit von dem Alter und der dadurch bedingten Größe des einzelnen Tieres stehen, vielleicht aber auch wohl individuellen Schwankungen unterworfen sein können. Während ich im Mittel eine Länge von 120 $\mu$, eine Breite von 110—150 $\mu$ und eine Höhe von 115 $\mu$ feststellen konnte, zeigten kleinere Objekte Größenmaße des Corpus allatum, welche etwa der Hälfte der hier angegebenen entsprechen. Die größten Maße lieferte die zur Herstellung des Plattenmodells benutzte Form, nämlich 220 $\mu$ in der Länge, 210 $\mu$ in der Breite und 170 $\mu$ in der Höhe. Mit diesem Objekte steht *Pyrrhocoris apterus* hinsichtlich der Größe des Corpus allatum allen andern, von mir untersuchten Insekten weit voran. Auch in bezug auf die Organe des Kopfes, wie das Gehirn und vornehmlich die Schlundganglien, die hinsichtlich ihrer Größe weit hinter dem Corpus allatum zurückbleiben, stellt es ein Gebilde von eminenter Größe dar.

Allseitig scharf umgrenzt, wird es von einer mesodermalen Hülle umschlossen, die besonders bei Anwendung der Blochmannschen

Lösung in Übereinstimmung mit der bei *Agelastica alni* gemachten Beobachtung in charakteristischer Weise zutage tritt. Längliche, schmale Hüllkerne, welche denen des Corpus allatum selbst bedeutend an Größe nachstehen, sind in geringer Anzahl vorhanden. Bemerkenswert erscheint dann noch die auch bei den Coleopteren festgestellte Tatsache, daß diese Hülle über eine größere Erstreckung hin da fehlt, wo das in Rede stehende Organ dem Pharyngealganglion unmittelbar anliegt. Diese Verhältnisse läßt besonders Fig. 23 auf Taf. XI gut erkennen. Es keilt sich hier von beiden Seiten her die Hülle als eine scharfe Linie zwischen beide Organe ein. In der Mitte dagegen ist sie nicht vorhanden, hier befindet sich nur eine äußerst feine Linie, welche beide voneinander trennt, zum Teil die zwischen ihnen gelegenen, schmalen Spalträume umgrenzend. Es kommt also auch bei dieser Form zu einer unmittelbaren Berührung zwischen beiden Organen.

Auf die Innervationsverhältnisse des Corpus allatum komme ich weiter unten zu sprechen, von ihm ausgehende, als Nerven zu deutende Fäden sind auch hier nicht vorhanden.

Bei Betrachtung des inneren Baues des fraglichen Organes drängt sich zunächst die Sonderung von kernführenden und kernfreien bzw. mit wenigen Kernen versehenen Bezirken auf. Ihre Verteilung gibt dem ganzen Organ auf Median- bzw. Paramedianschnitten das Bild einer durchschnittenen Niere mit charakteristischer hilusartiger Bildung, welche die sich auf das Vorhandensein oder Fehlen von Kernen beziehende Verteilung an der oral gerichteten Partie des Corpus allatum zum Ausdruck bringt. Des weiteren ist in dem kernführenden Teil eine Sonderung morphologisch verschiedener Elemente durchzuführen, indem es sich einmal um Kerne handelt, welche dem Corpus allatum an sich angehören, das andre Mal um solche, welche dem Tracheensystem, d. h. den sich im Corpus allatum verzweigenden, feinsten Tracheenröhrchen zuzurechnen sind.

Bevor ich jedoch auf die Beschreibung von Einzelheiten eingehe, will ich hier noch bemerken, daß die zu schildernden trachealen Bildungen nur bei einem Objekte in eindeutiger Weise zutage traten, während ich bei den andern zahlreichen Schnittserien durch das Corpus allatum dieser Form nur hier und da ein kleines Tracheenröhrchen und häufiger dem Tracheensystem zugehörige Kerne feststellen konnte. Das besagte Präparat gewährte dadurch einen besonders günstigen Einblick in die obwaltenden Verhältnisse, daß durch eine geringe Maceration die Corpuszellen sich von den trachealen Teilen abgelöst und diese selbst freigelegt hatten.

Was den Eintritt der feinen Tracheenröhrchen in das Corpus allatum anbetrifft, so erfolgt derselbe durch eine einem Hilus entsprechende Bildung an seiner Dorsalfläche wenig oralwärts gleichzeitig ungefähr da, wo der neben dem Darm gelegene Teil des Corpus allatum in den über ihm befindlichen übergeht. Der Gang, welchen die Tracheenröhrchen einnehmen, zeigt einen schwach gebogenen Verlauf und besitzt bei einer Breite von etwa 9 $\mu$ eine Länge von 45 $\mu$. Hier endet er zunächst vor einer der gleich näher zu betrachtenden Blasen. Die Tracheenröhrchen selbst gehen kurz nach ihrem Eintritt in das Corpus allatum in eine Verzweigung ein, derart, daß sich unmittelbar vor der Blase eine Anzahl von feinsten Tracheenröhrchen sowie äußerst zahlreiche Tracheenkerne einstellen. Die letzteren zeigen bei Anwendung der Farbstoffe Hämatoxylin-Eosin-Pikrinsäure eine weinrote Farbtönung, sind im übrigen dunkel gefärbt und unterscheiden sich vor allem durch ihre geringe Größe von den weiter unten zu behandelnden Corpuskernen. Ihre Durchmesser sind etwa 3—5 $\mu$ lang. Von dem Orte aus, an welchem sich die auch in der Fig. 21 auf Taf. X zur Darstellung gebrachte blasenförmige Bildung befindet, lassen sich mit Sicherheit zwei Tracheenröhrchen weiter verfolgen, von denen sich die eine, den ursprünglichen, schwach gebogenen Verlauf der Tracheenröhrchen fortsetzend, zur hinteren Partie des Corpus allatum begibt, wo es sich fast bis unter die Hülle desselben verfolgen läßt, während das andre sich zunächst geradlinig nach unten erstreckend, nach vorn zu umbiegt.

Die blasenförmigen Gebilde, von denen sich im Corpus allatum drei an Zahl vorfinden, welche etwa in der Mitte des Organs in oral-aboraler Richtung hintereinander liegend, auf verschiedenen Paramedianebenen getroffen werden, stellen sich in annähernd kugelförmigen Bildungen dar, deren Durchmesser etwa 17,5—20 $\mu$ Länge besitzen. Ihre deutliche, sich Farbstoffen gegenüber indifferent verhaltende, dünne Wandung ist von äußerster Feinheit und Zartheit, worauf offenbar die Erscheinung zurückzuführen ist, daß es nur bei dem oben erwähnten Objekte gelungen ist, sie deutlich wahrzunehmen, während sich in andern Fällen nur eine zusammengeschrumpfte Masse im Inneren feststellen ließ.

Anfänglich glaubte ich, daß zwischen diesen Blasen und dem Tracheensystem ein Zusammenhang bestände, eine Annahme, zu der mich die Lageverhältnisse zwischen beiden, sowie besonders die dichte Anhäufung der Tracheenkerne vor denselben verleitete, die sich aber anderseits als irrig erwies, indem einmal die Tracheen in keinen direkten

Beziehungen zu den Blasen stehen, und das andre Mal diese selbst keinerlei Zellkerne besitzen. Ich bin vielmehr geneigt, sie mit Bildungen in Zusammenhang zu bringen, die ich weiter unten des näheren besprechen werde.

Die Kerne des Corpus allatum sind von verschiedener Form und Größe. Sie zeigen auf Schnitten neben rundlichen, zum größten Teil längliche Formen, die das eine Mal kurzachsige Ellipsen, das andre Mal lange, stabförmige Bildungen sind. Außer ihnen kommen auch wenig unregelmäßige Formgestaltungen zur Beobachtung. Was ihre Größe anbetrifft, so konnte ich z. B. einen Kern mit den Durchmessern 16 × 17,5 $\mu$ messen. Je nach der länglichen oder rundlichen Form ändern sich natürlich auch ihre Größenmaße. Immer aber handelt es sich um ansehnliche Kerne, die zumeist nur geringe Größenunterschiede aufweisen. Ihre Verteilung auf den Schnitten durch das Corpus allatum ist derart, daß sich peripher und central gelegene Kerne voneinander sondern lassen, jedoch mit der Einschränkung, daß beide mehr oder weniger ineinander übergehen. Was die ersteren anbetrifft, so liegen sie vielfach dichtgedrängt, bei länglicher Formgestaltung zumeist radiär, d. h. senkrecht zur Peripherie. Sie bilden hier jedoch nicht eine einfache Schicht, sondern zwischen die an die periphere Hülle anstoßenden, basalen schieben sich von innen her andre Kerne ein. Im Binnenraum selbst zeigen sie eine lockere und unregelmäßige Anordnung. Durch mehr oder weniger große Zwischenräume voneinander getrennt, bilden sie vielfach zu mehreren beieinander liegend, bestimmte Kerngruppen. Immerhin sind sie auch hier sehr zahlreich.

Was die Kerne selbst anbetrifft, so besitzen sie zunächst eine deutliche Kernmembran. Ihre chromatischen Elemente stellen sich in feinsten, deutlich hervortretenden Fäden dar, welche den Kernraum in verschiedenster Richtung durchspannen, und in zahlreichen großen Chromatinkörnern. Die letzteren sind von rundlicher, einfacher Form, die sich unter Bevorzugung einer peripheren Lage im ganzen Kern verteilen. Je nach der Menge des Chromatins sind die Kerne, und zwar vielfach die rundlichen annähernd gleichmäßig dunkel gefärbt oder erscheinen, und hier besonders die länglichen dadurch, daß sich kernfreie Bezirke in ihnen einstellen, mehr gesprenkelt. Immer aber sind sie so chromatinreich, daß sie zusammen mit der stark tingierten Grundsubstanz dem ganzen Gebilde jene intensiv dunkle Färbung verleihen, die sich fast bei allen von mir untersuchten Insektenformen als ein Charakteristikum der Corpora allata erweist. In meinen Fig. 22 und 23 auf Taf. XI tritt diese Erscheinung gleichfalls in

eklatanter Weise hervor. Ein Kernkörperchen besitzen die Kerne offenbar nicht.

In der Grundsubstanz treten eigentliche Zellgrenzen nicht auf. Immerhin aber kann die nähere Umgebung der Kerne als der ihnen zugehörige plasmatische Teil aufgefaßt werden. Bei leichter Maceration lassen sich nämlich entsprechend den zumeist länglichen Kernen gleichfalls längliche Zellen sondern, die an ihren Enden besonders gegen das Innere zu mehr oder weniger spitz auslaufen. In der Umgebung der Kerne ist die Grundsubstanz dunkel gefärbt und erscheint vorwiegend granuliert. Gelegentlich zeigt sie eine concentrische Struktur, die in der Ausbildung weniger, die Kerne concentrisch umschließender Ringe zum Ausdruck kommt. Da, wo die Kerne durch größere Zwischenräume voneinander getrennt sind, erscheint die Grundsubstanz durchsichtig und hell, was durch ihren schaumig maschigen Aufbau bedingt wird. Diese zumeist größeren, kernfreien Räume, von denen sich zwei oder drei voneinander sondern lassen, und die ihrer Form nach auf Schnitten länglich oder rund sind, werden von den sie begrenzenden Zellen derart eingefaßt, daß diese in mehr oder weniger radiärer Anordnung mit ihren spitzen Enden sich in die Maschen vorschieben. Sie werden hier immer feiner und gehen schließlich in die eigentlichen Maschen selbst über.

Durch diese Ausbildung liefern die kernfreien Räume das Bild von Wirbeln, zu deren Scheitelpunkt die einzelnen Zellen hinstreben. Es handelt sich hier offenbar um die peripheren, zusammenfließenden Partien der Zellen, welche hier eine feine, alveoläre Struktur besitzen. Wie sich bei stärkster Vergrößerung feststellen läßt, werden auch die einzelnen Zellen peripher, d. h. da, wo sie einander benachbart sind, auf Schnitten durch Bänder von äußerst zarten, scharf umschriebenen Vacuolen getrennt, die nach dem Centrum zu zusammenfließen und sich schließlich mit den großen wirbelartigen, feinmaschigen Bildungen in Beziehung setzen.

Die Maschen oder Vacuolen selbst sind äußerst subtil. Ihrer Form nach sind sie rundlich bis polygonal und stets durch deutlich hervortretende, meist feine Wände umgrenzt. Wo sie, wie es meistens der Fall ist, zu mehreren aneinander stoßen, sind sie nur durch diese dünnen Wände getrennt. Gelegentlich fand ich in oder an der Wandung dieser Vacuolen feine, gefärbte Punkte, die sich vielleicht als Ausscheidungsprodukte deuten lassen. Die eben beschriebenen maschigen Bildungen, in denen ich in Übereinstimmung mit den Beobachtungen an den bisher betrachteten Insektenformen Drüsenvacuolen erblicke,

stehen offenbar mit den oben erwähnten Blasen in Zusammenhang. Ich bin geneigt, diese letzteren als Sammelvacuolen anzusprechen.

Über die Innervationsverhältnisse des Corpus allatum kann ich keine absolut sicheren Angaben machen. Immerhin scheint mir entsprechend der unmittelbaren Aneinanderlagerung von Ganglien und Corpus allatum eine Beziehung zwischen beiden angenommen werden zu müssen, wie ich auch anderseits einen in Fig. 23 auf Taf. XI zu beobachtenden Faserzug, der jedoch bei der dort zur Verwendung gekommenen Farbstoffkombination Boraxcarmin-Blochmannsche Lösung nicht gut hervortritt, als Nervus Corporis allati ansehen möchte. Seinen Austritt aus dem Ganglion, der offenbar da erfolgt, wo beide aneinander stoßen, habe ich nicht sicher feststellen können. Bei seinem Eintritt in das Corpus allatum zieht er unmittelbar an der beide voneinander trennenden Hülle der rechten Seite vorüber, so daß er statt in der Mitte des Organs in seiner rechten Hälfte verläuft, woselbst er sich eine Strecke weit verfolgen läßt. Offenbar besitzt er wenige Nervenkerne.

Ein Vergleich des Corpus allatum mit den Schlundganglien und dem Gehirn in ihrem feineren Bau läßt zwischen beiden Unterschiede erkennen. Was zunächst die Pharyngealganglien anbetrifft, so zeigen dieselben eine deutliche Sonderung in eine fibrilläre und eine bei Anwendung der Farbstoffe Hämatoxylin-Eosin-Pikrinsäure braungelb gefärbte, feinkörnige Masse, die sich als Punktsubstanz deuten läßt. In und an ihr liegen wenige große Ganglienzellen, deren Kerne zumeist länglich sind und wenig feinkörniges Chromatin mit einem Nucleolus besitzen. Die Zellkerne des Occipitalganglions sind meist rundlich, durch ein grobkörniges Chromatin mit Kernkörperchen ausgezeichnet und dabei ebenso wie die des Gehirns relativ chromatinarm. Ihnen gegenüber sind die Corpuskerne zumeist größer, nur vielleicht um weniges kleiner als die Gehirnkerne. Sie besitzen zahlreiche, scharf hervortretende Chromatinkörner und lassen kein Kernkörperchen unterscheiden. Vor allem aber sind sie durch ihr äußerst zahlreiches Auftreten im Corpus allatum ausgezeichnet, eine Erscheinung, die im scharfen Gegensatz zu den nur sehr vereinzelten Ganglienkernen z. B. des Pharyngealganglions steht.

Alle diese Merkmale vor allem aber die vacuolisierte Grundsubstanz, sowie die Ausbildung der von mir als Sammelvacuolen bezeichneten Blasen sprechen meines Erachtens dafür, auch dem Corpus allatum dieser Form nicht eine nervöse, sondern eine drüsige Funktion beizulegen ist. Dabei würde es sich auch hier wegen Mangels eines Ausführungsganges um eine Drüse mit innerer Sekretion handeln. Welche

Bedeutung der Versorgung des Corpus allatum durch eintretende Tracheen zukommt, eine Beobachtung, die nur bei dieser Form gemacht werden konnte, vermag ich nicht zu entscheiden.

### Hydrometridae:

### *Gerris* (*Hydrometra*) *lacustris* L.

Das hier zu behandelnde Objekt schließt sich in seiner Topographie eng an die bei *Pyrrhocoris apterus* geschilderten Verhältnisse an. Ich möchte mich daher mit einem Hinweis auf die beigefügten Fig. 24 und 25 auf Taf. XI beschränken.

Das gleichfalls unpaare, hier aber symmetrisch gebaute Gebilde stellt seiner äußeren Form nach ein Übergangsstadium von paariger zu unpaarer Ausbildung dar, was dadurch zum Ausdruck kommt, daß der flache Körper von einer medianen, mehr oder weniger tief einschnürenden Furche umzogen wird, welche sich auf seiner dorsalen, oralen und ventralen Fläche verfolgen läßt. Sie verleiht dem Corpus allatum auf Horizontalschnitten eine herzförmige, auf transversalen eine biskuitförmige Gestalt.

Während die beiden median verbundenen Hälften ihre größte Ausdehnung in der Längsrichtung des Körpers besitzen, ist das Corpus allatum selbst fast eben so breit als lang. Die festgestellten Größenmaße sind eine Länge von etwa 75 $\mu$, eine Breite von etwa 73 $\mu$ und eine Höhe von 30 $\mu$ bzw. etwas weniger in der Medianebene. In einem andern von mir beobachteten Falle war die Längenausdehnung geringer. Nicht immer konnte dieselbe Größe gemessen werden, diese ist vielmehr auch hier Schwankungen unterworfen. Das Corpus allatum ist zwar erheblich kleiner als bei der eben betrachteten Form, stellt aber auch hier immerhin ein Organ von mittlerer Größe dar. Die Pharyngealganglien sind z. B. nur um weniges größer als das Corpus allatum.

Bezüglich des inneren Baues des in Rede stehenden Organes möchte ich nur wenige Angaben machen. Es wird auch hier von einer feinen Hülle umschlossen; Hüllkerne habe ich jedoch nicht feststellen können. Die Verteilung der das Corpus allatum charakterisierenden Kerne ist derart, daß diese fast ausschließlich peripher gelagert und bei länglicher Formgestaltung meist radiär gerichtet sind. Im Binnenraum finden sie sich äußerst wenig, nur in der Medianebene zeigen sie eine gleiche Anordnung und Lage wie an der Peripherie, eine Erscheinung, die, wie dies auch in Fig. 25 auf Taf. XI zur Darstellung kommt, auf eine paarige Entstehungsweise des unpaaren Organes hinweist. Die

Kerne selbst heben sich zum Teil nur unscharf von der Grundsubstanz ab, was darin seinen Grund hat, daß ihnen eine deutliche Kernmembran, wie überhaupt eine scharfe Umrandung fehlt. Sie sind hier fast nur durch benachbarte, isolierte Chromatinkörner erkennbar. Diese letzteren sind in mittlerer Anzahl vorhanden und zeigen vorwiegend eine periphere Lage. Die Größe der Kerne auf Schnitten beträgt etwa $9{,}5 \times 2{,}5\,\mu$.

Die Grundsubstanz, die auch hier besonders durch ihre dunkle Färbbarkeit ausgezeichnet ist, zeigt eine granulierte, gleichzeitig maschige Struktur. Rundliche, vacuolenartige Hohlräume, die scharf umgrenzt sind, liegen sehr zahlreich in der Grundsubstanz verteilt und verleihen dem Ganzen ein lockeres Gefüge. Blasen, wie sie bei der vorigen Form zur Beobachtung kamen, sind hier jedoch nicht vorhanden, wie auch ein Eintritt von Tracheen ins Innere mit Sicherheit nicht stattfindet.

Eine Innervation des Corpus allatum von seiten des Pharyngealganglions, dem es unmittelbar anliegt, konnte gleichfalls hier nicht einwandfrei nachgewiesen werden. Bezüglich der funktionellen Bedeutung des in Rede stehenden Organes verweise ich auf das bei *Pyrrhocoris apterus* Gesagte.

### Cryptocerata (Hydrocores) Nepidae: *Nepa cinerea* L.

Gegenüber dem unpaaren Corpus allatum der Geocores zeigen die Hydrocores die fraglichen Organe in paariger Ausbildung. Bei dem hier zu behandelnden Objekte liegen sie im Thorax und damit in ansehnlicher Entfernung, etwa $500\,\mu$, hinter der medianen, den hinteren Kopfbereich einnehmenden Gehirnpartie, welche zusammen mit den oralwärts weit vordringenden, lateralen Loben ein nach vorn offenes Hufeisen bildet. Das Unterschlundganglion, welches bekanntlich bei dieser Form mit dem ersten Thoracalganglion zu einer einzigen Masse verschmolzen ist, liegt mit diesem, d. h. auf die durch die Corpora allata hindurch gehende Horizontalebene projiziert, gleichfalls vor ihnen. Der dorsalen Wandung des Darmes bzw. seiner hier wenig mächtigen Muskulatur dicht neben der Medianebene unmittelbar aufliegend, so daß sie selbst nur einen Zwischenraum von wenigen $\mu$ zwischen sich lassen, stoßen die beiden Corpora allata mit ihren medianoralwärts gerichteten Flächen an den medianen Teil der Pharyngealganglien, welcher als eine hintere Brücke die beiden lateralen Hauptmassen verbindet, an.

Diese langgestreckten paarigen Schlundganglien, die von ansehnlicher Größe sind, liegen neben den Seitenwänden des Darmes. Oralwärts laufen sie allmählich spitz zu und reichen soweit nach vorn, daß ihre Hüllen zu der des Gehirns in Beziehung treten. Das Ganglion selbst, auf dessen feineren Bau ich später zu sprechen komme, läßt, wie ich vorwegnehmend bemerken möchte, auch hier wie bei *Pyrrhocoris apterus* zwei verschieden strukturierte, centrale Substanzen, die hintereinander liegen, unterscheiden. Beide werden von einem gemeinsamen Ganglienzellenbelag umschlossen. Ventralwärts, am hinteren Ende des Ganglions steht die centrale Substanz mit der als Brücke zu bezeichnenden Bildung zum Teil in Verbindung; diese selbst überspannt als wenig mächtiger Strang, der in der Medianebene seine stärkste Ausbildung besitzt, in einem nach vorn offenen Bogen den Darm. Das Ganglion zeigt nun die auffallende Erscheinung, daß es durch zwei dem Gehirn an verschiedenen Stellen entspringende Nerven versorgt wird. Der mächtigere von ihnen nimmt seinen Ursprung aus der medianen Partie des Gehirns, wo dieses in die Commissuren übergeht, also an einer Stelle, an welcher gewöhnlich die Pharyngealnerven wurzeln. Er erstreckt sich in geradlinigem Verlauf an der ventralen Fläche des Schlundganglions in geringem Abstande entlang und tritt da, wo die Brücke an die Hauptmasse desselben ansetzt, in die erstere ein. Der zweite Nerv entspringt aus dem Gehirn an einer Stelle, welche in mittlerer Entfernung dorsal über und wenig lateralwärts von dem Ursprungsorte des ventralen Nerven gelegen ist. Anfangs von kleinem Querschnitt nimmt er auf seinem geradlinigen Wege zum Ganglion ein wenig an Ausdehnung zu und geht in das vordere, dorsale Bereich desselben über. Hier tritt er jedoch nicht in die vordere, centrale Masse ein, sondern verläuft dorsalwärts über ihr, durch eine einfache Ganglienzellschicht getrennt, ungestört bis zum vorderen Teil der hinteren, ein lockeres Geflecht darstellenden centralen Substanz, in welcher er sich verliert.

Das Schlundnervensystem dieser Form stellt sich in seinen unpaaren Bestandteilen als stark ausgebildetes, dicht vor der Vorderfläche des Gehirns, median auf dem Darm gelegenes Frontalganglion dar, welches entsprechend der Hufeisenform des Gehirns zwar oralwärts von seinem medianen Teile liegt, jedoch nicht so weit nach vorn reicht, wie die lateralen Gehirnpartien. Es stellt ein breites, gedrungenes Ganglion dar, welches durch kurze, mächtige Wurzeln mit dem Gehirn in Connex steht. Seiner dorsalen, hinteren Partie entspringt der Nervus recurrens, der nach seinem Durchtritt durch den engen

Schlundring in die Bildung des länglichen, ein flaches, breites Band darstellenden Occipitalganglions übergeht. Hinter ihm senkt sich der rücklaufende Nerv, der nicht unbeträchtlichen Abnahme der Darmmuskulatur entsprechend, auf der Mediane desselben liegend, etwas herab und tritt in topographische Beziehung zu den Corpora allata, indem er zwischen ihnen durchzieht, ohne jedoch in irgend eine Verbindung mit ihnen bzw. der Brücke der Pharyngealganglien zu treten.

Die Corpora allata werden unmittelbar von dem mächtigen, dorsalen Gefäßstamm überdeckt, welcher sich hier etwas erweitert nach vorn öffnet, indem sich seine ventrale Wandung an die vor dem in Rede stehenden Organen liegende Pharyngealganglienbrücke anheftet, diese selbst den vorderen, ventralen Abschluß der Aorta bildet. Seine dorsale Wandung hingegen erstreckt sich als schmales, spitz auslaufendes Dach bis zum Gehirn. Da, wo die Aortenwandung sich an die Pharyngealganglienbrücke ansetzt, zeigt sie sich in ihrer vorderen Partie wenig verdickt, eine Erscheinung, die darauf zurückzuführen ist, daß von dem Brückenriegel eine flache, dorsale Fortsetzung nach hinten zu ausgeht, welche sich auf der inneren Fläche der Wandung ausbreitet. Ich habe nicht genau verfolgen können, ob dieser innere Wandbelag in einer zusammenhängenden Fläche oder in einzelnen, mehr oder weniger breiten Strängen auftritt. Ich muß es ferner unentschieden lassen, ob hier von einer Innervation der Aortenwandung gesprochen werden kann.

Der Gefäßstamm dorsal, die Pharyngealganglienbrücke oral und der Darm ventral von den Corpora allata bilden zusammen auf Paramedianschnitten eine Nische, in welcher jene eingekeilt liegen. Während die paarigen Schlundganglien von Tracheen versorgt werden, sind in der Umgebung der Corpora allata solche nicht aufzufinden. Ihre Flanken nehmen ausgedehnte vacuolenreiche Bildungen ein, die ich als Fettkörpermassen ansprechen möchte. Wenig hinter und lateral von ihnen liegen die großen, durch ihre eigenartige Färbbarkeit auffallenden Speicheldrüsen, deren ansehnliche Drüsenkörper um den feinen Ausführungsgang gruppiert sind. Die hier geschilderten topographischen Verhältnisse sind zum Teil der Fig. 26 auf Taf. XI zu entnehmen.

Die äußere Form der Corpora allata ist symmetrisch. Ihre größte Achse verläuft oral-aboralwärts, annähernd parallel der Richtung des Darmes. Auf Paramedianschnitten stellen sie sich in eiförmigem Umrisse mit mehr oder weniger verschmälertem vorderen und zumeist breitem und ebenem hinteren Pole dar. Die beiden Corpora allata

ein und desselben Objektes stimmen nicht vollkommen in ihren Formverhältnissen überein. Während das eine von ihnen in der Längsrichtung des Körpers gestreckt ist und lateralwärts kaum einen Unterschied in seinem vorderen und hinteren Ende erkennen läßt, stellt sich das andere auf Paramedianschnitten lateralwärts in dreieckiger Fläche dar, deren die Höhe des Corpus allatum bildende Grundlinie zur oral-aboralen Körperachse senkrecht stehend, größer ist als ihre die Länge des in Rede stehenden Organes darstellende Höhe. Medianwärts geht das Corpus allatum auf den entsprechenden Schnitten allmählich in eine langgestreckte, flache Bildung über.

Die festgestellten Größenmaße sind eine Länge von 93 $\mu$ im Mittel, eine Breite von etwa 83 $\mu$ und eine Höhe von 63 $\mu$ medianwärts bzw. 67,5 $\mu$ lateralwärts. Absolut genommen von mittlerer Größe, stehen die Corpora allata hinter den Ganglien des Schlundnervensystems weit zurück. Die Pharyngealganglien besitzen z. B. eine Länge von etwa 320 $\mu$. Auch im Vergleich zum Gehirn stellen sie nur kleine Organe dar.

Die Corpora allata sind allseitig scharf umschrieben. Sie werden von einer mittelstarken Hülle umschlossen, welche auch hier in das Perineurium der Pharyngealganglienbrücke übergeht. Da, wo beide Organe zusammentreten, keilt sich die Hülle eine Strecke weit ein und läßt an dem vorderen Pol des Corpus allatum eine größere Öffnung frei, an welcher zwischen beiden nur eine äußerst feine Trennungslinie zum Teil sichtbar ist.

Die Pharyngealganglienbrücke, welche, wie ich hier gleich hervorheben möchte, nur aus einer Auflösung des ventralen Pharyngealnerven besteht, und durch den Besitz länglicher, flächenhafter Nervenkerne ausgezeichnet ist, läßt keinerlei fibrilläre Fasern erkennen, die ins Corpus allatum übertreten. Ich muß die Frage offen lassen, ob hier eine Innervation der in Rede stehenden Organe durch die Pharyngealganglienbrücke erfolgt. Wie die unmittelbare Aneinanderlagerung beider sicher gestellt ist, so ist anderseits ein Eintritt von Nervenfasern ins Corpus allatum nicht nachweisbar. Ebenso wenig können die fraglichen Organe auch hier als innervierende Centren aufgefaßt werden.

Die Zellkerne verleihen in ihrer Anordnung und Verteilung den Corpora allata ihr charakteristisches Aussehen. Sie stellen sich auf Paramedianschnitten, die hier lediglich zur Untersuchung herangezogen wurden, in zwei verschiedenen Formen dar. Den Binnen-

raum des Organes nehmen längliche, spindelförmige, die Peripherie dagegen mehr oder weniger runde bis elliptische Kerne ein. Die letzteren, welche vielfach eine senkrechte Stellung zur Peripherie erkennen lassen, liegen dicht gedrängt nebeneinander, so daß man wohl von einer peripheren oder basalen Kernschicht sprechen kann. Die central verteilten Kerne sind dagegen durch größere, ungleiche Zwischenräume voneinander getrennt. Sie lassen insofern eine bestimmte Anordnung erkennen, als sie wenigstens zum Teil mit ihren Längsrichtungen hintereinander liegend, Ketten bilden, die parallel der Dorsalfläche des Organes von vorn unten zu seiner Hinterfläche ziehen. Ich konnte z. B. drei solcher in charakteristischer Weise in die Erscheinung tretender Längsreihen von Kernen auf einem Schnitt unterscheiden. Die Kerne sind sehr zahlreich. Sie heben sich durch ihre gleichmäßig dunkle Färbung deutlich von dem hellen Untergrunde ab. Zwar von verschiedener, jedoch zumeist wenig differenter Größe, nur gelegentlich fand ich einen, die übrigen etwa um das Doppelte an Größe übertreffenden, länglichen Kern, messen sie z. B. $7{,}3 \times 3\,\mu$ bzw. $5^2\,\mu$ auf Schnitten.

Eine Kernmembran ist nicht erkennbar. Aus dem dunkel gefärbten Kernraum heben sich die Chromatinkörner nur undeutlich ab. In geringer Anzahl sind sie zumeist von nicht unbeträchtlichen Dimensionen, so daß sie einen relativ großen Teil des Kernes ausfüllen. Ihrer Form nach sind sie rundlich. Ein Kernkörperchen ist nicht vorhanden.

Die Grundsubstanz der Corpora allata ist hier nicht so dunkel gefärbt, wie es bei anderen Formen zur Beobachtung kam; infolgedessen tritt auch zwischen ihnen und der benachbarten Pharyngealganglienbrücke kein färberischer Unterschied zutage. Nur peripher erscheinen die Corpora allata wenig dunkler, eine Erscheinung, die aber vielleicht nur durch die hier dicht gedrängten, dunklen Kerne bedingt wird. Ihrer Struktur nach ist die Grundsubstanz granuliert, und zwar ziemlich grob, so daß man sie fast krümelig flockig nennen könnte. Dabei zeigt das Corpus allatum einen maschig spongiösen Aufbau, der deutlich hervortritt. Die einzelnen Hohlräume, die das Maschenwerk zusammensetzen, liegen zahlreich in der Grundsubstanz verteilt, jedoch zumeist isoliert, seltener zu mehreren aneinanderstoßend. In Fig. 26 auf Taf. XI sind sie eben noch als helle Punkte im Corpus allatum zu erkennen. Von kreisrundem Durchschnitt erreichen sie zumeist Kerngröße oder übertreffen diese noch um weniges. In ihrer Umrandung sind sie jedoch weniger scharf. Vielfach liegen sie den

Kernen direkt an. Irgend welche Zellgrenzen sind in der Grundsubstanz auch hier nicht vorhanden.

Von den Ganglien des Schlundnervensystems weichen die Cordora allata dieser Form gleichfalls ab, eine Beobachtung, die ja auch schon von Heymons gemacht werden konnte. Wie sie keinerlei Sonderung in einen peripheren und einen centralen Bezirk zulassen und in dem letzteren irgend welche fibrillären Massen fehlen, so zeigen sie auch in ihren Zell- und Kernverhältnissen Abweichungen gegenüber denjenigen der Ganglien des Schlundnervensystems, vornehmlich seines unpaaren Teiles.

Zum Schlusse möchte ich noch kurz auf die eigenartigen, bereits oben gestreiften Verhältnisse der Pharyngealganglien eingehen. Diese sind zunächst durch zwei ungleich sich darstellende, centrale Substanzen charakterisiert; die hintere, wenig größere bildet in Übereinstimmung mit dem allgemeinen Verhalten dieser Ganglien bei den Insekten ein lockeres Maschenwerk, in welches sich die Fasern des dorsalen Nerven auflösen. Sie enthalten wenige, länglich schmale Kerne. Die vordere dagegen zeigt gleichsam ein festeres Gefüge, ist fein granuliert und stellt offenbar wie bei *Pyrrhocoris apterus* die Punktsubstanz des Ganglions dar. Beide Teile werden von Ganglienzellen umschlossen, die deutliche Zellgrenzen erkennen lassen. Auf Flächenschnitten erscheint das Pharyngealganglion daher wie gepflastert. Zum großen Teil werden die in unmittelbarer Verbindung miteinander stehenden, centralen Massen durch eine besondere Ganglienzellschicht, deren Elemente mit den peripheren Ganglienzellen übereinstimmen, voneinander getrennt. Die gleichfalls ein maschiges Geflechtwerk von fibrillären Fasern bildende Brücke wird fast ausschließlich aus der Auflösung des ventralen Nerven geliefert. Mit der hinteren centralen Substanz des Ganglions steht sie nur zu einem kleinen Teil in Verbindung. Sie besitzt keinen Ganglienzellenbelag, ist überhaupt zellkernarm. Im Inneren liegen äußerst lange und schmale, wenig gebogene Zellkerne, die z. B. etwa 10 × 1 $\mu$ auf Schnitten messen. Sie finden sich besonders zahlreich an der Berührungsstelle der Brücke mit den Corpora allata und erstrecken sich hier parallel ihrer gemeinschaftlichen Grenze.

Was die funktionelle Bedeutung der Corpora allata dieser Form anbelangt, so läßt sich nach ihren Bauverhältnissen, wie besonders nach der Ausbildung der in ihnen befindlichen, vacuolenartigen Hohlräume auch hier annehmen, daß es sich um einen drüsenartigen Körper mit innerer Ausscheidung handelt.

### Notonectidae:

### *Notonecta glauca* L.

Die Topographie der Corpora allata von *Notonecta glauca* stimmt zwar in groben Zügen mit dem allgemeinen Verhalten dieser Organe bei den Insekten überein, zeigt jedoch gegenüber der soeben dargestellten, ihr nahe stehenden *Nepa cinerea* nicht unwesentliche Abweichungen, die in Kürze wiedergegeben werden mögen. Die paarigen Gebilde liegen hier im vordersten Bereich des Thorax, hart an der Grenze zum Kopf. In einiger Entfernung dorsal über dem Oesophagus gelegen, lassen sie selbst einen Zwischenraum von etwas über 50 $\mu$ zwischen sich, so daß sie also im Vergleich zu ihrem Verhalten bei der vorigen Form oralwärts, voneinander und gleichzeitig vom Darm fortgerückt sind. Die beiden paarigen, kleinen Schlundganglien, die auch hier durch eine hintere, mediane Partie miteinander in Verbindung stehen, liegen unmittelbar vor ihnen, indem die Corpora allata sich dort anlegen, wo die Hauptmasse der Ganglien und die mediane Brücke unter einem rechten Winkel um dorsoventrale, an die Seitenwände des Darmes ansetzende Muskulatur herumbiegend, ineinander übergehen.

Die beiden Ganglien, die je durch einen kurzen, der Mediane genäherten Nerven mit dem Gehirn verbunden sind, zeigen keinerlei Besonderheiten in ihrer centralen Substanz, wie auch die der Brücke von *Nepa cinerea* entsprechende Partie, die hier flächenhaft die Aorta überdacht, zusammen mit der Hauptmasse der Ganglien eine einheitliche Bildung darstellt. Sie besitzen äußerst zahlreiche, in der Querrichtung verlaufende, lange spindelförmige Kerne. Die unpaaren Elemente des Schlundnervensystems sind auch hier zur Ausbildung gekommen und zeigen, wie vor allem das Frontalganglion eine bedeutendere Größe als die paarigen Bestandteile. Das Stirnganglion liegt breitwurzelig dicht vor dem medianen Teil des Gehirns, unmittelbar über dem Darm. Es erscheint fast als ein Bestandteil des Gehirns selbst.

Tracheen befinden sich auch hier entfernt von den Corpora allata. Ihrer hinteren Fläche schmiegen sich unmittelbar kleine Massen an, welche sich auf Transversalschnitten in sichelförmigen Figuren darstellen. Es sind wohl Fettkörperbildungen. Dorsal, aber entfernt von ihnen und sich gleichzeitig bis über das Gehirn erstreckend, liegen die ansehnlichen Speicheldrüsen, die, wie hier nur beiläufig bemerkt werden möge, in Lage und Form mehr oder weniger asymmetrisch,

in ihrem Bau vollkommen von den bei *Nepa cinerea* beobachteten abweichen, dagegen gut mit denjenigen der gleich näher zu betrachtenden *Typhlocyba spec.* übereinstimmen. Sie entsenden paarige Ausführungsgänge, die schräg abwärts verlaufend, dicht an den Corpora allata vorüberziehen.

Von fünf in Schnittserien zerlegten Objekten zeigten alle mit einer Ausnahme eine vollkommene Symmetrie der Lage und Hand in Hand damit, wie ich gleich zeigen werde, auch eine solche der Form der Corpora allata, wie dies auch in Fig. 27 auf Taf. XI zum Ausdruck gebracht ist. In dem einen Falle jedoch lag das linksseitige Organ weiter oralwärts als das der andern Körperhälfte, während beide Pharyngealganglien zum mindesten annähernd symmetrisch gelagert und gebaut waren. Diese individuelle Asymmetrie hat vielleicht ihren Grund darin, daß beide Corpora allata durch ungleich ausgebildete Darmmuskulatur ungleich weit verschoben worden sind.

Ihrer Form nach stellen sich die in Rede stehenden Organe als Ellipsoide dar, deren Hauptachsen mit der Querrichtung des Körpers zusammenfallen. Bei dem Objekte mit asymmetrisch gelagerten Corpora allata zeigen beide unregelmäßige und gleichzeitig ungleiche Formen. Auf Horizontalschnitten stellt das Corpus allatum der einen Seite einen durch zwei einander gegenüber liegende Einbuchtungen in ungleiche Teile zerlegte Fläche dar, vielleicht einer unregelmäßigen Biskuitform vergleichbar, dessen hinteres größeres Teilstück senkrecht zur Längsachse des Körpers steht, während das kleinere seine oral-laterale Fortsetzung bildet. Das andre und zwar das rechtsseitige Corpus allatum zeigt dagegen mehr eine einheitlichere Form, welche nur eine geringe, laterale Vorbuchtung bildet, die mit der Pharyngealganglienmasse in Beziehung tritt.

Was die Größe der Corpora allata anbetrifft, so ist diese wohl individuellen Schwankungen unterworfen. Im Durchschnitt konnte ich eine Breite von etwa 73 $\mu$ und eine Länge und Höhe von ungefähr 60 $\mu$ feststellen. Bei andern Objekten stimmten jedoch die Maße für die Höhe und Länge nicht überein, die erstere war vielmehr größer als die letztere. Absolut genommen von geringen Dimensionen stehen die Corpora allata denen von *Nepa cinerea* noch an Ausdehnung nach; ihr Größenverhältnis zu den hier kleinen Pharyngealganglien hat sich dagegen gegenüber jener Form zu ihren Gunsten verschoben, immerhin aber sind sie auch hier noch kleiner als diese Ganglien.

Die scharf umschriebenen Organe besitzen allem Anschein nach nur eine äußerst feine Hülle, die sich in einer einfachen, auch hier in

das feine Perineurium des Ganglions übergehenden Linie darstellt. Hüllkerne ließen sich nicht feststellen.

Obwohl die Corpora allata sich den Pharyngealganglien unmittelbar anlegen, läßt sich eine Innervation der ersteren von seiten der letzteren nicht mit absoluter Sicherheit feststellen. Die Pharyngealganglienbrücke zeigt hier allerdings fibrilläre Fasern, welche, sich zwischen beiden Corpora allata ausspannend, an ihre vordere, mediane Partie herantreten, ein Eintritt von Nervenfasern in die Organe findet dagegen nicht statt. Ebenso wenig entsenden sie selbst irgend welche, als Nerven zu deutende Fortsetzungen.

Hinsichtlich ihres feineren Baues läßt sich eine bestimmte Anordnung der zahlreichen Zellkerne, die auf den Schnitten durch die Corpora allata angetroffen werden, nicht beobachten. Wohl liegen die peripheren Kerne, die dann, wenn sie sich in länglichen Formen darstellen, vielfach zum Umfang senkrecht stehen, dicht nebeneinander, aber auch der Binnenraum wird von zahlreichen Kernen eingenommen, so daß die Organe selbst auf Schnitten einem dichten Kernhaufen gleichen. Gelegentlich sind die Zellkerne jedoch auch durch größere Zwischenräume voneinander getrennt. Sich in länglichen, zumeist aber runden Durchschnitten darstellend, ist die überwiegende Mehrzahl von ihnen von annähernd gleicher und zwar geringer Größe. Sie besitzen durchschnittlich einen Durchmesser von 4 oder 5 $\mu$. Nur eine kleinere Anzahl überragt die übrigen Kerne an Größe, z. B. 9 × 6 $\mu$ auf Schnitten messend, und gleichzeitig auch an intensiverer Färbbarkeit.

Die einzelnen Kerne selbst besitzen keine deutliche Kernmembran. Sie werden von runden, zumeist ansehnlich großen und dunkel gefärbten Chromatinkörnern erfüllt, die in mittlerer Anzahl vorhanden sind. Gelegentlich ließen sich auch in den großen Kernen breite, gewundene chromatische Bänder neben isolierten Körnern beobachten, eine Erscheinung, die unmittelbar an Kernteilungsbilder erinnerte. Ein durch besondere Größenausdehnung unterscheidbares, chromatisches Korn ist wohl als Kernkörperchen anzusprechen. Bei Anwendung der Farbstoffe Hämatoxylin-Eosin zeigt es im Gegensatz zu den dunkelgefärbten Chromatinkörnern eine matte Färbung. Zumeist gruppieren sich die Chromatinkörner im bestimmten Abstand um den Nucleolus. Außer diesen chromatischen Elementen sind noch feinere, besonders peripher gelegene Körnchen, sowie äußerst feine, zum Teil schwer wahrnehmbare Chromatinfäden vorhanden. Die großen Corpuskerne zeichnen sich vor allem noch durch eine gute

periphere Umrandung aus, die durch hier gelagerte, deutlich voneinander getrennte Chromatinkörner bewirkt wird.

Die dunkel gefärbte Grundsubstanz zeigt keinerlei Zellgrenzen. Sie besitzt einen lockeren, maschigen Aufbau. Die teils isolierten, teils aber, und zwar im Inneren der Organe in größerer Anzahl nebeneinander liegenden Hohlräume, die nur Bruchteile von Kerngröße erreichen, sind durch äußerst feine, sich kaum abhebende Wände voneinander getrennt. Sie stoßen auch dicht an die periphere Begrenzung an.

In aller Kürze möchte ich noch den Unterschied der Corpuskerne gegenüber denen der Pharyngealganglien hervorheben. Die ersteren sind wenig größer und chromatinreicher und zeigen mehr runde Kerndurchschnitte, während sich die Ganglienzellkerne in länglichen Formen darstellen und auffallend chromatinarm sind. Zu ihnen gesellen sich besonders im Bereich der medianen Brücke schmale und sehr lange Kerne mit deutlichem großen Kernkörperchen und wenigen peripheren Chromatinkörnern. Gegenüber den Ganglienzellkernen des unpaaren Teiles des Schlundnervensystems, sowie den mit diesen gut übereinstimmenden Kernen der nervösen Centralorgane ist der Unterschied noch erheblicher.

Hiernach kann es sich auch bei diesen Formen nicht um Ganglien handeln, vielmehr spricht ihr Bau, wie er oben dargestellt wurde, und wie er besonders durch die dunkle Färbbarkeit der Grundsubstanz und Kerne und das Auftreten von vacuolenartigen Hohlräumen in der ersteren charakterisiert wird, meines Erachtens dafür, daß es sich auch hier um drüsige Organe und wegen Mangels eines Ausführungsganges um solche mit innerer Ausscheidung handelt.

### Homoptera, Auchenorhyncha, Cicadellidae: *Typhlocyba rosae* u. *spec.* Fabr.

Ein unpaares Corpus allatum besitzt die Gattung *Typhlocyba*, von welcher zwei Arten *T. rosae* und *spec.* zur Bearbeitung kamen. Zum Verständnis der hier obwaltenden topographischen Verhältnisse des Corpus allatum möchte ich zuvor auf die Umlagerungen eingehen, welche das Gehirn und der Oesophagus innerhalb des durch seine besondere Form und Stellung ausgezeichneten Kopfes erfahren haben.

Der letztere stellt sich nämlich auf medianen bzw. paramedianen Schnitten in einer dreieckigen Fläche dar, deren eine seine dorsale Begrenzung liefernde Seite die vordere, geradlinige Fortsetzung der Dorsallinie des Thorax bildet, deren andre annähernd dazu senkrecht

stehende den Kopf vom Thorax trennt und deren dritte und längste, welche die Frons darstellt, von vorn oben nach hinten unten verläuft. Während nun im allgemeinen das Gehirn direkt dorsalwärts oder dorsal-oralwärts vom Unterschlundganglion gelegen und mit diesem demgemäß durch dorsoventrale bzw. schräg von vorn oben nach hinten unten verlaufende Commissuren verbunden ist, stellt hier das Gehirn der schrägen Stirn folgend, nahezu die direkte Fortsetzung des Unterschlundganglions und der Bauchganglienkette nach vorn dar. Die Schlundcommissuren verlaufen daher genau wie die Connective der letzteren nicht senkrecht, sondern parallel der Längsrichtung des Körpers. Von der ventral und hinten gelegenen Mundöffnung steigt das Darmrohr, der Stirn parallel laufend, schräg nach vorn aufwärts und biegt nach seinem Durchtritt durch den engen Schlundring etwa in halber Höhe hinter dem Gehirn nach hinten zu in die Längsrichtung des Körpers um.

Bei einem Objekte stellte ich dahingegen einen nur einmal beobachteten und wohl als Mißbildung zu deutenden, abweichenden Verlauf des Darmrohres fest. Dieser zog sich nämlich, anstatt nach hinten umzubiegen, an der hinteren Fläche des Gehirns bis zu seiner dorsalsten Partie empor und trat über ihm in gewundenem Verlaufe in die vordere, dorsale Spitze des Kopfes ein, um erst von hier aus sich nach hinten zu wenden. In diesem besonderen Falle lag also das Darmrohr direkt dorsalwärts über dem Gehirn.

Dadurch, daß die paarigen Ganglien des Schlundnervensystems und vor allem das Corpus allatum ihre mit den Beobachtungen bei andern Insekten übereinstimmende relative Lage zum Oesophagus und Gehirn beibehalten haben, befinden auch sie sich dorsalwärts vom oralen Teil des Gehirns, wie auch gleichfalls dorsal vom Frontal- und Occipitalganglion. Zur Orientierung über das eben Gesagte verweise ich auf meine Fig. 29 auf Taf. XII, sowie auf die von Bugnion in seiner im historischen Teil zitierten Abhandlung dargestellten Fig. 7 und 12, welche ähnliche Lagerungsverhältnisse erkennen lassen. Ich komme an einer späteren Stelle nochmals auf diese Arbeit zurück.

Was nun im besonderen die Lage des Corpus allatum anbetrifft, so befindet es sich im Kopfbereich in der Medianebene wenig hinter dem Gehirn, dorsalwärts vom Darm an einer Stelle, an welcher dieser von dem sich als einfachen dünnen Querstab darstellenden Tentorium getragen wird und nach hinten zu umbiegt. Das letztere liegt hier also an der concaven, ventralen, das Corpus allatum ihm gegenüber an der convex gekrümmten, dorsalen Seite des Oesophagus. Bei dem Ob-

jekte mit anormal verlaufendem Darm liegt das Corpus allatum an einer der eben gekennzeichneten entsprechenden Stelle, also auch gleichfalls an seiner dorsalen Wandung, die sich hier jedoch als ventral bzw. frontal gelegene darstellt. Das Darmrohr, welches oralwärts unmittelbar vor dem Corpus allatum einen mittleren Querschnitt besitzt, verengt sich hier plötzlich, behält, die relativ ventrale Partie des Darmes fortsetzend, längs des Corpus allatum die ursprünglich aufsteigende Richtung bei, um dann senkrecht nach dem Gehirn zu umzubiegen. Hierdurch kommt es zur Bildung einer frontalwärts offenen Bucht, in welcher das Corpus allatum allerdings nur zu seinem geringeren Teile liegt, während sich sein größerer außerhalb der Mediane neben ihm befindet.

Das Schlundnervensystem, dessen Elemente zum Teil gleichfalls in topographische Beziehung zum Corpus allatum treten, stellt sich zunächst in dem wenig ausgebildeten Frontalganglion dar, welches oralwärts dicht vor dem Gehirn und wenig über dem Darm gelegen ist. Ein sich zur Darmwandung herabsenkender, kurzer medianer Strang, der wohl als Nervus recurrens anzusprechen ist, geht hier angekommen in eine breitflächige, ganglionäre Bildung über, die vor und innerhalb des Schlundrings gelegen, dem Occipitalganglion andrer Formen entspricht. Die Basis der dem abwärts gerichteten Darm folgenden Aorta einnehmend, entsendet das Ganglion an der Umbiegungsstelle des Darmrohres zwei, zu beiden Seiten um dieses herumbiegende Nerven, welche die paarigen Fortsetzungen des Nervus recurrens vorstellen und in der Nähe des Corpus allatum mit den Pharyngealganglien bzw. ihren dem Gehirn entspringenden Wurzeln, den Nervi pharyngeales, in Verbindung treten. Dorsal von den eben genannten Nerven und dicht vor den Corpora allata liegen die beiden paarigen Schlundganglien, welche die Seiten der hier aufsteigenden Aorta umfassen und diese mit zunehmender Masse auf ein kleineres Lumen einengen. Fig. 29 auf Taf. XII zeigt die Beziehung dieser Ganglien zum Corpus allatum, Fig. 28 gleichzeitig die zur Aorta.

Die letztere selbst folgt dem Darmrohr an der Umbiegungsstelle nicht unmittelbar nach hinten, sondern steigt an der Vorderfläche des Corpus allatum entlang, von den beiden Pharyngealganglien bzw. ihren Fortsetzungen eingefaßt, über das in Rede stehende Organ empor, bis sie die dorsale Fläche der hier gleichfalls gelegenen Speicheldrüsen erreicht hat, von wo aus sie dann nach hinten zu umbiegend, parallel und also dorsal entfernt von dem Darm verläuft. Tracheen befinden sich in der Nähe des Corpus allatum nicht. Zu beiden Seiten von Darm

und Aorta und damit auch gleichzeitig das Corpus allatum begrenzend, liegen die paarigen, ausgedehnten, auch hier wenig asymmetrischen Speicheldrüsen. Besonders Horizontalschnitte wie der der Fig. 28 auf Taf. XII zeigen, wie das Corpus allatum beiderseits von den Speicheldrüsen eingefaßt wird.

Seiner Form nach ist das Corpus allatum annähernd regelmäßig. Es stellt einen wenig länglichen Körper dar, welcher vorn mit breiter Fläche an die Pharyngealganglien stößt und hinten mehr oder weniger abgerundet erscheint. Dorsalwärts an seinem hinteren Teil einen schwachen Kiel bildend, legt er sich mit breiter, wenig asymmetrischer Fläche auf den Darm. Auf Schnitten, welche zwischen der Horizontal- und der Transversalebene liegen, stellt sich das Corpus allatum in fast dreieckiger Fläche dar, deren eine Ecke nach hinten gerichtet ist.

Was seine Größe anbetrifft, so konnte ich z. B. eine Länge von ungefähr 95 $\mu$, eine Höhe von 75 $\mu$ und eine Breite von 68 $\mu$ feststellen. In andern Fällen war die Breitenausdehnung jedoch noch größer. Anderseits zeigten kleinere Objekte das in Rede stehende Organ etwa nur halb so groß, so daß das Corpus allatum individuelle bzw. Altersunterschiede in seiner Größe aufweist. Dabei stellt es ein Organ des Kopfes von mittlerer Größe dar, dem gegenüber die beiden Pharyngealganglien bedeutend kleiner sind.

Das Corpus allatum dieser Form ist wenig scharf umschrieben. Es fehlt ihm offenbar eine mesodermale Hülle, da es weder von einer deutlichen begrenzenden Linie umschlossen wird, noch irgend welche Hüllkerne festgestellt werden konnten. Möglicherweise ist sie auch hier nur der Beobachtung entgangen.

Eine Innervation des Corpus allatum durch die unmittelbar vor ihnen liegenden Pharyngealganglien kann auch hier nicht mit absoluter Sicherheit nachgewiesen werden, ist aber höchst wahrscheinlich. Immerhin kann es sich aber nur um eine oberflächliche Ausbreitung von Nervenfasern handeln, da ein Eintritt nicht konstatiert werden kann. Das Corpus allatum, welches, wie oben erwähnt wurde, auf Horizontal-Transversalschnitten sich in dreieckiger Fläche mit nach vorn gelegener Seite darstellt, buchtet sich an den beiden vorderen Ecken weiter vor, an einer Stelle, an welcher sich die Pharyngealnerven und die beiden Ausläufer des Occipitalganglions zu ihm hinbegeben und hier scharf umbiegend, jederseits einen seitlichen Nerven entsenden. Die beiden kleinen, seitlichen Zipfel des Corpus allatum treten dicht an diese Nerven heran, so daß es auf den ersten Blick den An-

schein erweckt, als ob das Corpus allatum selbst Nerven entsende. Dieses ist aber in der Tat nicht der Fall.

Zahlreiche Zellkerne liegen im Corpus allatum in mehr oder weniger unregelmäßiger Weise verteilt. Sie lassen in der oben erwähnten horizontalen-transversalen Schnittfläche eine gewisse Anordnung erkennen. Längs der vorderen Seite und in den drei Ecken der Dreiecksfläche liegen sie hier dicht gedrängt nebeneinander, so daß sie sich zum Teil zu mehreren unmittelbar berühren. Außerdem verteilen sie sich hier längs der beiden zur hinteren Ecke ziehenden Seiten, sowie von der vorderen Mitte aus in einem nach hinten sich gabelnden Strange, so daß sie drei mehr oder weniger kernfreie Bezirke voneinander trennen, einen oberen, medianen und zwei untere, laterale. Dabei bilden sie im Inneren gelegentlich hintereinander liegend, charakteristische Längsreihen. Auf Paramedianschnitten zeigen die Kerne z. B. bei einem kleineren Objekte eine zur Grundfläche senkrechte, mehr oder weniger periphere Lage. Hinsichtlich ihrer Form stellen sie sich in rundlichen bzw. elliptischen Schnittflächen dar. Bei peripherer Lage dem Umfang zum Teil anliegend, verläuft die große Achse der länglichen Kerne diesem zumeist parallel. Was ihre Größe anbetrifft, so konnte ich $8^2\ \mu$ bzw. $10 \times 7{,}5\ \mu$ Kernschnittfläche messen. Sie sind also in bezug auf das Corpus allatum von ansehnlicher und dabei zumeist gleicher Größe. Nur wenige Kerne zeichnen sich durch besondere Größenverhältnisse aus.

Sie heben sich zum Teil durch ihre deutliche, feine Membran bedingt, scharf von der Grundsubstanz ab, wie dies z. B. die Fig. 28 auf Taf. XII erkennen läßt. Den ganzen Kernraum gleichmäßig ausfüllende, rundliche Chromatinkörner sind äußerst zahlreich vorhanden und selbst von mittlerer und durchweg gleicher Größe. Sie verleihen dem Kern ein feingesprenkeltes Aussehen. Zwischen den einzelnen Körnchen spannen sich unter den verschiedensten Winkeln zahlreiche feine, chromatische Fäden aus. Ein Kernkörperchen ist nicht vorhanden.

Die Grundsubstanz, in welcher Zellgrenzen fehlen, ist dunkel gefärbt und zeigt in ihrer feineren Struktur verschwommen eine feine Granulierung. Sie besitzt als ganzes kaum einen maschigen Aufbau, zeigt vielmehr ein mehr festeres Gefüge. Nur hier und da, besonders in den kernärmeren Bezirken sind maschige Hohlräume eingesprengt, die sich in verschiedener Größe und unregelmäßiger Form darstellen und nur eine sehr unscharfe Begrenzung erkennen lassen.

Neben der in ihrer Struktur und dunkleren Färbbarkeit abweichenden Grundsubstanz unterscheidet sich das Corpus allatum in seinen

Kernverhältnissen gleichfalls von denen der Pharyngealganglien. Die bei letzteren weniger zahlreichen, länglichen Kerne, welche Zellen mit typischen Zellgrenzen angehören, sind bedeutend kleiner als die Corpuskerne und besitzen zumeist ein etwas grobkörnigeres, weniger scharf sich abhebendes Chromatin. Bezüglich der Funktion des Corpus allatum, welches hier gleichfalls nicht nervöser Natur sein kann, glaube ich die gleiche Annahme machen zu dürfen wie bei den bisher betrachteten Rhynchoten. Ich spreche sie also auch hier als Drüsen mit innerer Secretion an.

Im Anschluß an diese Form möchte ich noch in aller Kürze auf die von Bugnion dargestellten Verhältnisse des gleichfalls unpaaren Corpus allatum von *Fulgora maculata* eingehen. Ich verweise zunächst auf das im historischen Teil Gesagte. Das Corpus allatum = Ganglion cardiaque entspricht in seiner Topographie fast vollkommen derjenigen von *Typhlocyba spec.* Seine Form deutet noch auf die Verschmelzung aus ursprünglich paarigen Anlagen.

Was seine Innervationsverhältnisse anbetrifft, so zeichnet Bugnion in seiner Fig. 12, welche einen Medianschnitt darstellt, einen an die vordere, ventrale Fläche des Corpus allatum herantretenden Nerven, der aber nicht wie zu erwarten wäre, eine Verbindung mit den Pharyngealganglien herstellt, sondern ungestört an diesen vorüber nach vorn zieht. Der Verfasser gibt nichts über seinen weiteren Verlauf an. In das in Rede stehende Organ selbst tritt er offenbar nicht hinein. In seiner Figur 4 dagegen, in welcher Bugnion das Gehirn mit den Pharyngealganglien und dem Corpus allatum von der dorsalen Seite gesehen, zur Darstellung bringt, liegt das letztere vollkommen frei, ohne irgend welche verbindende Nerven.

Was seinen Bau anbelangt, so wird es auf den Medianschnitten von einer deutlichen Umgrenzungslinie umzogen dargestellt. Ob dies eine Hülle vorstellen soll, ist nicht zu entscheiden, da Hüllkerne nicht eingezeichnet sind. Die das Organ zusammensetzenden Zellkerne sind wenig groß. Sie lassen eine periphere Schicht erkennen, deren einzelne Elemente zum Umfang senkrecht stehen. Diese umfassen den von zahllosen, unregelmäßig verteilten Kernen erfüllten Binnenraum. Weitere Einzelheiten sind seinen Figuren nicht zu entnehmen.

### Phytophthires, Aphidae:

### *Aphis spec.* L.

Von der Gattung *Aphis* kamen mehrere Arten, wie *A. papaveris*, *cerasi* und *spec.* zur Bearbeitung. Die Lageverhältnisse des hier gleich-

falls unpaaren Corpus allatum sind relativ einfach. Es liegt in der Medianebene an der Grenze vom Kopf zum Thorax, wenig hinter dem Gehirn, gleichzeitig dorsal über der vorderen Partie des Unterschlundganglions, dem sich hier als Ausdruck einer weitgehenden Concentration des Nervensystems ein einziger, mächtiger Bauchmarksknoten anschließt. Dem sich in der Mediane geradlinig nach hinten erstreckenden, fadenartig dünnen Darm liegt das Corpus allatum direkt auf, und zwar wenig hinter der Stelle, an welcher er nach unten zur Mundöffnung umbiegt. Damit befindet es sich gleichfalls in geringer Entfernung hinter dem das Darmrohr an der Umbiegungsstelle tragenden Querriegel des Tentoriums. Unmittelbar über dem Corpus allatum mündet der Dorsalgefäßstamm mit einer Erweiterung nach vorn. Am Tentorium ansetzende, beiderseits vom Darm wenig schräg zur dorsalen Kopfdecke aufsteigende Muskelbündel ziehen an der Hinterfläche der dorsalen Partie des Gehirns da vorüber, wo wenig lateralwärts die beiden kurzen Pharyngealnerven ihren Ursprung nehmen. Sie treten je in ein kleines sich der Mediane zuwendendes Ganglion über, welches seinerseits einen feinen, schon im Ganglion erkennbaren Nerven zum Corpus allatum entsendet. Dieser heftet sich jederseits der vorderen, lateralen Fläche des in Rede stehenden Organes an. In einiger Entfernung hinter dem Corpus allatum liegen beiderseits die mächtigen Speicheldrüsen, während sich die eine große Ausdehnung zeigenden Fettkörperbildungen in seiner unmittelbaren Nähe befinden. Die topographischen Verhältnisse sind aus der Fig. 30 auf Taf. XII zu ersehen.

Seiner Form nach stellt das Corpus allatum eine Kugel bzw. ein Ellipsoid dar, dessen Hauptachse in der Medianebene des Körpers liegt.

Die festgestellten Größenmaße sind ungefähr eine Länge von 20—22 $\mu$, eine Breite von 20 $\mu$ und eine gleichgroße Höhe. Dabei ist das Corpus allatum wenig größer als die Pharyngealganglien und stellt im Vergleich zum Gehirn und Kopf ein Organ mittlerer Größe dar. Das Darmrohr wird von dem Corpus allatum bedeutend an Breitenausdehnung übertroffen.

Das fragliche Organ ist allseitig scharf umgrenzt, jedoch scheint ihm eine besondere Hülle, insbesondere irgend welche Hüllkerne zu fehlen.

Wie eine Innervation des Corpus allatum durch die von den Pharyngealganglien ausgehenden Nerven, die Nervi Corporis allati, nachgewiesen werden konnte, so läßt sich anderseits ein Eintritt von Nervenfasern in das in Rede stehende Organ nicht feststellen, wie sich

überhaupt wegen der Feinheit des Objektes nur wenig Einblicke in die hier obwaltenden Verhältnisse machen ließen.

Was seinen inneren Bau anbetrifft, so besitzt das fragliche Organ nur wenige, peripher gelegene, große Zellkerne. Sie sind von rundlicher, zumeist jedoch länglicher Form und mit ihrer Längsachse parallel der Peripherie des Organes gerichtet. Auf Schnitten zeigen sie Durchmesser von 4 × 2,5 $\mu$, besitzen also zum Corpus allatum selbst eine relativ enorme Größe. Sie heben sich mehr oder weniger scharf von der Grundsubstanz ab. Eine Kernmembran fehlt ihnen. Sie enthalten offenbar ein Kernkörperchen und sehr viel feine Chromatinkörner. Von den Gehirnkernen und den mit diesen gut übereinstimmenden Kernen der Pharyngealganglien weichen sie besonders hinsichtlich ihrer Größe erheblich ab.

Ihre dunkel gefärbte Grundsubstanz, in welcher Zellgrenzen nicht vorhanden sind, ist ihrer feineren Struktur nach granuliert. Sie zeigt besonders in ihrer kernfreien, centralen Partie einen lockeren, spongiösen Aufbau und erscheint hier infolgedessen etwas heller als an der Peripherie. Über die funktionelle Bedeutung des Corpus allatum läßt sich aus dem Bau dieses winzigen Organes kaum etwas aussagen. Immerhin ist das Corpus allatum dieser Form nicht nervöser Natur, sondern wohl von gleicher Funktion wie bei den übrigen Rhynchoten.

Embryo. Auch bei den im Muttertier geborgenen Embryonen der Aphiden habe ich das unpaare Corpus allatum konstatieren können. Es entspricht in seinen Lagerungsverhältnissen und seinem Bau vollkommen den beim Imago gemachten Beobachtungen. Die hier naturgemäß sehr kleinen Organe zeigen eine Länge von etwa 13 $\mu$ und eine Breite und Höhe von ungefähr 8 $\mu$, erfahren also mit dem allgemeinen Körperwachstum gleichfalls eine Vergrößerung. Ihre relative Größe entspricht wohl vollkommen derjenigen des ausgebildeten Tieres. Auch hier sind sie vor allem durch wenige, mehr oder weniger peripher gelegene, große Zellkerne charakterisiert. Weitere Einzelheiten lassen sich nicht erkennen.

## *Lepidoptera.*

### Frenatae, Zygaenaemorpha, Zygaenidae:

### *Zygaena filipendulae* L.

Die paarigen Corpora allata dieser Form schließen sich in ihren topographischen Verhältnissen denen der bisher betrachteten Insekten eng an. Die beiden Gebilde befinden sich im Übergangsbereich vom Kopf zum Thorax. Den Seitenwänden des Darmes in seiner dorsalen

Partie fast unmittelbar benachbart, liegen sie in geringer Entfernung ventral-lateralwärts von der Aorta. Der Dorsalgefäßstamm, in dessen Begleitung sich der Nervus recurrens befindet, ist im Thorax zusammen mit letzterem an dem medianen Dache eines großen, dünnwandigen Hohlraumes aufgehängt, den ich als Pericardialsinus anspreche. Dieser bildet vorn zwei nebeneinander liegende, sich allmählich verjüngende Zipfel, von denen der eine soweit vordringt, daß er noch auf gleichen Transversalschnitten mit den Corpora allata bzw. über diese hinaus angetroffen wird. Der in Rede stehende Körper der gleichen Seite legt sich daher seiner lateral-ventralen Wandung unmittelbar an. In ihrer Beziehung zu den Pharyngealganglien weichen die Corpora allata dieser Form von dem allgemeinen Verhalten insofern ab, als beide voneinander entfernt liegen. Damit befinden sich die in Rede stehenden Organe auch gleichzeitig in mittlerer Entfernung hinter dem durch seine breite Mächtigkeit ausgezeichneten Gehirn, welches selbst den hinteren Kopfabschnitt einnimmt. Die paarigen Schlundganglien liegen hier zwischen beiden und zwar dem letzteren mehr genähert als den ersteren. Die beiden Pharyngealnerven erstrecken sich vom Gehirn und zwar beiderseits am Ausgange des engen Hinterhauptloches entspringend, in geradem kurzen Verlaufe zu den gleichnamigen Ganglien, in deren mediane Partie sie eintreten.

Diese Ganglien, welche auch hier eine, wenn auch nur geringfügige, orale Vorbuchtung nahe der Eintrittsstelle des Nerven bilden, bestehen aus einer lateralen, in geringer Entfernung über dem Darmniveau befindlichen Hauptmasse und einer verschmälerten, medianen Partie, welche sich soweit herabsenkt, daß sie sich zwischen dem Darmrohr und der Aorta erstreckt. Durch diese mediane Brückenbildung treten beide Pharyngealganglien einerseits miteinander, sowie mit dem paramedian neben der Aorta gelegenen Nervus recurrens in Verbindung, anderseits gewinnen sie eine Beziehung zur Aorta, indem sie sich der ventralen Wandung derselben unmittelbar anlegen. Von den beiden dem Pharyngealganglion entspringenden Nerven, von denen der laterale, an der hinteren Gehirnwand entlang laufende nicht weiter verfolgt wurde, stellt der aboral-mediane den Nervus Corporis allati vor, welcher an die vordere Partie des Corpus allatum dorsal-lateralwärts herantritt. In einem Falle konnte ich die Beobachtung machen, daß zwei feine Nervenfäden die Verbindung zwischen dem Ganglion und Corpus allatum herstellten, so daß sich der Nervus Corporis allati hier offenbar in zwei Äste aufgelöst hat. Vom Schlundnervensystem sei noch des Frontalganglions Erwähnung getan, welches im vorder-

sten Kopfbereich, median über dem Darm in einiger Entfernung vor dem Gehirn, mit dem es durch lange und feine Wurzeln in Verbindung steht, gelegen ist. Der von ihm ausgehende Nervus recurrens, welcher in der Nähe der Pharyngealganglien aus seiner bis dahin innegehabten medianen Lage in eine paramediane verschoben wird, läßt keine als Occipitalganglion zu deutende Anschwellung erkennen.

Dorsal und lateral von den Corpora allata und zwar stets entfernt von ihnen ziehen Tracheenlängsstämme vorüber, ihre ventral-laterale Nachbarschaft nehmen Muskelbündel ein, während in größerer Entfernung ventral unter ihnen die Speicheldrüsengänge verlaufen. Symmetrisch zur Körpermediane, liegen die Corpora allata annähernd um Darmbreite auseinander.

Die äußere Form der in Rede stehenden Organe ist im groben einer Kugel oder einem kurzachsigen Ellipsoid vergleichbar, dessen große Achse der des Körpers gleichgerichtet ist. Was sie besonders auszeichnet, ist die bei andern Formen nicht zur Beobachtung gekommene lappige Ausbildung ihrer Oberfläche, wie sie auch die Fig. 31 auf Taf. XII zur Anschauung bringt. Die Vorsprünge und Vorbuchtungen, die sich durch verschieden tief gehende Einschnitte von der Hauptmasse abgliedern, treten selbst zumeist nur wenig über den Umfang des Organes hervor. Sie zeigen in ihrer Lagerung und Ausbildung keinerlei Regelmäßigkeit, wie sich z. B. neben größeren Lappenbildungen kleinere finden, welche auf Schnitten zum Teil von der Hauptmasse getrennt, dieser zu mehreren anliegen. Auch die beiden Corpora allata ein und desselben Objektes lassen einen verschiedenen Grad der Ausgestaltung ihrer gelappten Oberfläche erkennen.

Was die Größe der in Rede stehenden Organe anbetrifft, so konnte ich in einem Falle eine Länge von 97 $\mu$, eine Breite von 58 $\mu$ und eine Höhe von etwa 68 $\mu$ feststellen, Größenmaße, die jedoch in andern Fällen nicht erreicht wurden, so daß die Corpora allata auch hierin Schwankungen unterworfen sind. Die fraglichen Körper ein und desselben Objektes zeigen gleichfalls eine ungleiche Größe, eine Erscheinung, die wohl zum Teil mit der oben erwähnten verschiedenen Ausbildung ihrer lappenartigen Vorsprünge in Zusammenhang steht. Die Pharyngealganglien sind kleiner als die Corpora allata, die selbst Organe des Kopfes von mittlerer Größe darstellen.

Die in Rede stehenden Gebilde sind allseitig scharf umschrieben. Sie werden von einer deutlichen Hülle umschlossen, die besonders da hervortritt, wo sie unter Faltenbildungen ins Innere eindringt. Hier wird diese sowohl flächenhaft als auch senkrecht dazu getroffen. Sie

zeichnet sich vornehmlich durch ihre gleichmäßig dunkle Färbung aus. Nach Hüllkernen habe ich jedoch vergeblich gesucht.

Was den inneren Bau der Corpora allata anbetrifft, so sind dieselben aus wenigen Zellen bezw. Zellkernen zusammengesetzt. Auf Schnitten trifft man z. B. nur fünf, im Höchstfalle sieben Kerne. Ihrer Form nach stellen diese die mannigfaltigsten, selten einfache Bildungen dar. Neben solchen von elliptischer bzw. rhombischer Schnittfläche finden sich wenig gebogene, flächenhaft ausgebreitete und vor allem gänzlich unregelmäßig gestaltete Formen, wie sie zum Teil auch in Fig. 31 auf Taf. XII zur Anschauung gebracht sind. Die letzteren, welche die überwiegende Mehrzahl darstellen, sind vielfach derart geformt, daß ihre längliche und breitflächige Hauptmasse plötzlich einen langen Ausläufer bildet, der entweder die Längsrichtung des Kernes fortsetzt oder senkrecht bzw. schräg von ihr abgeht. In seltenen Fällen steht der Ausläufer der Hauptmasse nur um weniges an Ausdehnung nach. Entsprechend der wechselnden Form ist auch die Größe der Kerne verschieden. So konnte ich folgende Maße auf Schnitten feststellen: 19 × 11,5 $\mu$, 12 × 11 $\mu$ und 11 × 8 $\mu$ mit einem in der Längsrichtung sich erstreckenden Ausläufer von 10 × 2 $\mu$. Dabei handelt es sich immer um eine relativ zum Corpus allatum selbst recht ansehnliche Größe, eine Erscheinung, die im Zusammenhang damit, daß die Kerne stets durch größere Zwischenräume voneinander getrennt sind, die oben erwähnte geringe Anzahl derselben auf Schnitten bedingt. Eine besondere Anordnung lassen die Kerne nicht erkennen. Die peripher gelegenen befinden sich stets in einiger Entfernung vom Umfang, dem sie zumeist parallel gerichtet sind. Den Binnenraum der fraglichen Organe nehmen wenige Kerne ein.

Sie selbst besitzen keine Kernmembran, heben sich dennoch durch ihre scharfe Umrandung, die durch peripher gelegene, dicht gedrängte Chromatinkörner zustande kommt, deutlich von der Grundsubstanz ab. Die Chromatinkörnchen sind von gleicher und zwar geringer Größe und rundlicher Form. Sie sind stets, wenn auch nur in geringen Abständen, voneinander getrennt. Mit Körnchen dicht besetzte Fäden durchspannen den Kernraum und zwar derart, daß besonders bei langgestreckten Kernformen charakteristische Längsreihen zustande kommen. Peripher zumeist regellos verteilt und hier vielfach durch größere, helle Zwischenräume voneinander getrennt, liegen die Chromatinkörnchen centralwärts einer Bildung an, die offenbar als Kernkörperchen anzusprechen ist. Der Kernraum ist hier im Gegensatz zur Peripherie zumeist diffus gefärbt.

Wenn auch in der Grundsubstanz Zellgrenzen nicht erkennbar sind, so lassen sich doch vielleicht um die einzelnen Kerne diesen zugehörige Zellterritorien sondern. Ihrer Struktur nach ist die Grundsubstanz grobkörnelig und erinnert hierin, wie in ihrer Färbbarkeit auffallend an die Verhältnisse, wie sie bei *Chalicodoma muraria* zur Beobachtung kamen. Die Anordnung der einzelnen körneligen Elemente ist auch hier eine lockere. Außer den hierdurch gebildeten, undeutlich hervortretenden Maschen finden sich vereinzelt in der Grundsubstanz scharf umschriebene, vacuolenartige Hohlräume, die sich offenbar in jeder Zelle in der Einzahl vorfinden. Sie schmiegen sich vielfach den Kernen dicht an und liegen dann, wenn diese bei gebogener Form eine Bucht bilden, in der letzteren. Sie sind von gleicher und zwar ansehnlicher Größe, erreichen jedoch nicht die der Kerne der Corpora allata. Ihrer Form nach sind sie rund und erscheinen selbst hell. Sie stimmen gut mit Bildungen überein, wie sie bei den Speicheldrüsengängen der gleichen Form zur Beobachtung kommen, und stellen offenbar Drüsenvacuolen dar.

Der bzw. die das Corpus allatum innervierenden Nerven lassen sich auch hier in ihm selbst beobachten. So konnte ich in einem Falle von der Eintrittsstelle des Nerven aus zwei Stränge verfolgen, welche sich einmal, allerdings weniger deutlich durch ihre fibrilläre Faserstruktur, das andre Mal durch die sie begleitenden kleinen Nervenkerne verrieten. Diese Kerne selbst finden sich nur vereinzelt und messen z. B. $4 \times 2\,\mu$ auf Schnitten. Sie sind damit um ein Vielfaches kleiner als die Corpuskerne. Von elliptischer Form zeichnen sie sich durch eine scharfe Umgrenzung, welche von einer Kernmembran herrührt, sowie durch den Besitz weniger, deutlich hervortretender Chromatinkörner aus.

Es würde mir noch übrig bleiben, in aller Kürze auf den Bau des Pharyngealganglions, speziell auf die Kernverhältnisse desselben einzugehen. Es lassen sich hier zweierlei Ganglienzellen unterscheiden. Das eine Mal handelt es sich um wenige, großzellige und -kernige Elemente, die eine intensiv dunkle Färbung ihres Plasmas bzw. ihres Chromatins zeigen. Die Kerne dieser Ganglienzellen besitzen eine derbe Kernmembran, ein centrales, großes Kernkörperchen und wenige, zumeist periphere Chromatinkörner. Der Kernraum selbst ist hell. Diese Zellen liegen vorwiegend an der Peripherie der Ganglien und nehmen hier besonders die Stellen ein, die sich über den Umfang derselben vorbuchten. Die andern Ganglienzellen, welche die Mehrzahl darstellen, besitzen nur eine geringe Größe und sind damit um ein

Mehrfaches kleiner als die Corpuskerne, von denen sie gleichfalls erheblich abweichen.

Nach diesen Beobachtungen können die Corpora allata dieser Form gleichfalls nicht als Ganglien in Anspruch genommen werden, was auch damit im Einklang steht, daß sie selbst keinerlei Nerven entsenden. Ihre Innervation vom Pharyngealganglion aus durch den Nervus Corporis allati spricht anderseits dafür, daß ihnen eine besondere Bedeutung beizulegen ist, die meines Erachtens auch hier in einer drüsigen Funktion der Organe zu suchen ist, wie diese Gebilde ja in guter Übereinstimmung mit den an den bisher betrachteten Insektenformen beobachteten Verhältnissen der Corpora allata stehen. Ich möchte sie also auch bei *Zygaena filipendulae* als drüsige Organe mit innerer Ausscheidung ansprechen.

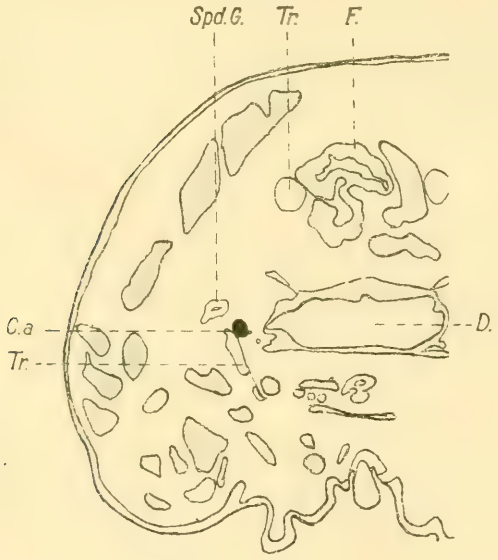
### Rhopalocera, Pieridae:
### *Pieris brassicae* L.

Die vorliegende Form kam in zwei Entwicklungszuständen, als Raupe und als Schmetterling zur Beobachtung. Da die Schnittserien durch die erstere vollständiger ausgefallen sind, so will ich abweichend von der bisherigen Darstellungsweise den larvalen Zustand zuerst behandeln.

Raupe. Die topographischen Verhältnisse der paarig auftretenden Corpora allata sind relativ einfach. Sie sind in Textfig. 7 zur Darstellung gekommen. Die dem hinteren Kopfbereich angehörenden Organe liegen in geringer Entfernung von den Seitenwänden des Darmes und zwar seines ventralen Teiles. Dieser selbst, der sich bei der Raupe als eine weitlumige, breite Bildung darstellt, geht wenig hinter den Corpora allata aus einem einfachen in ein in Falten gelegtes Rohr über. Ihrer ventral-lateralen Lage zum Darm entsprechend zeigen die Corpora allata keinerlei Beziehung zur Aorta, was hier in gleicher Weise auch von den unmittelbar vor ihnen liegenden Pharyngealganglien gilt. Die diese Ganglien mit dem Gehirn in Verbindung setzenden Pharyngealnerven nehmen hier aus der lateralen Partie des letzteren ihren Ursprung, wenden sich in geradlinigem Verlaufe schräg seitwärts und treten dorsal-lateralwärts in die gleichfalls in geringer Entfernung seitlich vom Darm befindlichen Ganglien ein. Diese selbst sind von länglicher Form und erstrecken sich mit ihrer Längsachse annähernd dorsoventral bzw. laufen, ventralwärts wenig divergierend, den Seitenwänden des Darmes parallel. Während das distale, sich verjüngende Ende des Pharyngealganglions in einen ventralwärts

längs einer Trachee weiter zu verfolgenden Hauptnerven übergeht, bildet es etwa in der Mitte seiner Längserstreckung eine laterale Vorbuchtung, deren aboraler Wand sich das Corpus allatum unmittelbar anlegt.

Der unpaare Teil des Schlundnervensystems wird von dem ansehnlichen, in der Mediane entfernt vor dem Gehirn gelegenen Frontalganglion vorgestellt, welches eine breite, vorn gewölbte Form besitzt. Der seiner hinteren Partie entspringende Nervus recurrens geht dicht hinter ihm und unmittelbar vor der Vorderfläche des Gehirns in eine schwache Anschwellung über, die ich wegen des Vorhandenseins weniger dorsal gelagerter Ganglienzellen bzw. -kerne als Occipitalganglion in Anspruch nehmen möchte.




Textfig. 7.

*Pieris brassicae.* Raupe. Transversalschnitt durch den hinteren Kopfbereich. Vergr. etwa 30. *C.a*, Corpus allatum; *D*, Darm; *F*, Fettkörper; *Spd.G*, Speicheldrüsengang; *Tr*, Trachee.

Entsprechend ihrer Lagebeziehung zu den Pharyngealganglien, welche selbst durch die relativ langen Pharyngealnerven vom Gehirn entfernt liegen, befinden sich auch die Corpora allata in größerem Abstande hinter und gleichzeitig unter ihm. Damit werden sie in ihrem oralen Teile gerade noch mit der hinteren Partie des Unterschlundganglions auf gleichen Transversalschnitten getroffen. Je ein mächtiger Tracheenstamm, welcher an den Seitenwänden des Darmes wenig ventralwärts entlang laufend, vor seinem Eintritt in den Kopf sich in zwei starke Äste gabelt, liegt mit seiner medianen Wandung dem Corpus allatum der gleichen Seite unmittelbar an. Die von ihm ausgehenden feinen Tracheenröhrchen treten gleichfalls in topographische Beziehung zu den Corpora allata, indem sie sich längs der medianen Corpusseite da, wo diese mit dem Pharyngealganglion in Berührung tritt, verfolgen lassen. In der Nachbarschaft der in Rede stehenden Organe befinden sich Fettkörperbildungen; dorsal-lateralwärts von

ihnen und zwar stets in einiger Entfernung ziehen die Speicheldrüsengänge vorüber. Zur Körpermediane nehmen die Corpora allata annähernd eine symmetrische Lage ein.

Die äußere Form der in Rede stehenden Organe kann als Ellipsoid betrachtet werden, dessen große Achse fast dorsoventral gerichtet ist. Während sich auf Transversalschnitten ihr ventraler Pol ein wenig verschmälert, stellen sie sich auf paramedianen in einer elliptischen Fläche dar, deren Längsseiten derart voneinander abweichen, daß die aborale stark gewölbt ist, die orale, dem Pharyngealganglion zugewandte dagegen eine gerade Linie bildet, in deren Mitte sich eine schwache Einziehung einstellt. Diese letztere Bildung entspricht dem bei andern Formen beschriebenen Hilus.

Die festgestellten Größenmaße sind eine Länge von 85 bis 115 $\mu$, eine Breite von 50 bis etwa 65 $\mu$ und eine Höhe von 68 bis 73 $\mu$. Die Corpora allata sind hiernach hinsichtlich ihrer Größe Schwankungen unterworfen. In bezug auf die Pharyngealganglien, deren Längsachse zwar größer ist als die der Corpora allata, die ihnen aber wohl nur um weniges an Größe voranstehen, wie auch bezüglich des Kopfes selbst stellen sie Organe von mittlerer Größe dar.

Über den feineren Bau der Corpora allata dieser Form sind meine Angaben nur beschränkte, da das vorliegende Material wenig gut konserviert war. Die in Rede stehenden Organe werden von einer derben Hülle umschlossen, die sich bei Anwendung der Blochmann-schen Lösung durch ihre blaue Färbung sowie durch die ihr zugehörigen, länglich schmalen Hüllkerne verrät. Gegen das Pharyngealganglion zu fehlt sie jedoch. Hier grenzen beide Organe unmittelbar aneinander und zwar derart, daß das Ganglion in breiter Mächtigkeit die orale Partie des Corpus allatum kappenartig umfaßt.

Die Zellkerne verleihen auch bei dieser Form den Corpora allata ihr charakteristisches Aussehen. Diese stellen sich vorwiegend in länglichen, vielfach an beiden Enden zugespitzten, seltener in rundlichen Formen dar. Dabei sind sie gelegentlich halbmondförmig gekrümmt. Niemals aber zeigen sie so unregelmäßige Formgestaltungen, wie sie bei *Zygaena filipendulae* zur Beobachtung kamen. Auf Schnitten konnte ich z. B. folgende Kerngrößen messen: 15 × 3 $\mu$ und 12 × 6 $\mu$. Hiernach sind die Corpuskerne von relativ beträchtlicher Größe. Wie sie stets durch Zwischenräume voneinander getrennt sind, nehmen nur wenige Zellen bzw. Zellkerne an der Zusammensetzung der in Rede stehenden Organe teil. Die Verteilung der Kerne ist derart, daß sie zumeist der Peripherie in einigem Abstande parallel gelagert sind.

Centralwärts finden sie sich weniger. Hier liegen vorwiegend die weiter unten zu behandelnden kleinen Nervenkerne.

Eine Kernmembran besitzen sie nicht. Ihr mit HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin fast schwarz gefärbtes Chromatin hebt sie deutlich und scharf von der Grundsubstanz ab, jedoch so, daß die einzelnen Chromatinkörner mehr oder weniger über den Verband der andern hinausragen. Ein centrales Kernkörperchen wird von zahlreichen und feinen Chromatinkörnern umgeben, welche dicht gedrängt nebeneinander liegen.

In der dunkel gefärbten Grundsubstanz sind Zellgrenzen nicht erkennbar. Diese selbst zeigt eine körnelige Beschaffenheit. Die einzelnen Granula sind dabei in Maschen angeordnet, so daß es auch hier zur Bildung kleiner, runder maschenartiger Hohlräume kommt. Bei Anwendung von HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin treten in der ganzen Grundsubstanz regellos zerstreute, äußerst zahlreiche, sehr feine Körnchen zutage, die in ihrer Färbbarkeit vollkommen mit dem Chromatin der Kerne übereinstimmen. Vielfach erscheinen die einzelnen Körnchen wie durch Fäden miteinander verbunden. Bei Benutzung andrer Farbstoffe sind diese Bildungen jedoch nicht erkennbar.

Was die Innervierung der Corpora allata anbetrifft, so erfolgt dieselbe durch einen aus der Fasermasse des Pharyngealganglions hervorgehenden, fibrillären Strang, der hier nach kurzem Verlaufe unmittelbar durch den Hilus in die median-orale Partie des Corpus allatum übertritt. Dieser Nervus Corporis allati, der auch hier einer Hülle entbehrt, läßt sich eine Strecke weit in ihm verfolgen. Da, wo er der direkten Beobachtung entgeht, geben die ihn begleitenden kleinen Nervenkerne, die in nicht geringer Anzahl vorhanden sind, über seinen weiteren Verlauf Aufschluß. Hiernach geht der Nerv offenbar in eine Verästelung ein. Die kleinen Nervenkerne, die sich in rundlichen oder elliptischen Formen darstellen, weichen von den Corpuskernen dadurch ab, daß sie bedeutend kleiner sind als diese, von einer deutlich wahrnehmbaren Kernmembran umschlossen werden und wenige, sich gut abhebende Chromatinkörner besitzen. Sie zeigen eine gute Übereinstimmung mit den kleinen Ganglienkernen des Pharyngealganglions, welches neben diesen noch durch den Besitz weniger, großer Ganglienkerne von rundlicher Form mit umgebendem dunklen Plasmahof ausgezeichnet sind. Diese letzteren lassen ein centrales Kernkörperchen und wenige Chromatinkörner, von einer Kernmembran umschlossen, erkennen.

Wie die Ganglienzellkerne des Pharyngealganglions, so unter-

scheiden sich auch die des Gehirns von den Corpuskernen, so daß hiernach, sowie nach der abweichenden Struktur der Grundsubstanz der Corpora allata zu urteilen, diese keine Ganglien sein können.

Was die funktionelle Bedeutung dieser von den Pharyngealganglien aus innervierten Organe anbetrifft, so glaube ich die gleiche Annahme machen zu dürfen wie bei der vorigen Form, um so mehr, als der Schmetterling gleichfalls charakteristische Drüsenvacuolen besitzt, die beim larvalen Zustande allerdings nicht zur Beobachtung gekommen sind. Unentschieden muß ich hier die Frage lassen, ob die dunklen Körnchen in der Grundsubstanz in irgend einem Zusammenhang mit der drüsigen Ausscheidung der Corpora allata stehen, ob sie vielleicht Ausscheidungsprodukte der Kerne vorstellen, welche in die Grundsubstanz übergetreten sind.

Imago. Über die Topographie der Corpora allata des Schmetterlings vermag ich nur wenige Mitteilungen zu machen, da auf meinen Präparaten nur die nächste Umgebung der Corpora allata getroffen ist. Entsprechend den Umwandlungen, welche die Organe, in Sonderheit das Darmrohr während der Metamorphose erfahren haben, hat sich das Bild, daß die Schnitte durch die Corpora allata liefern, gegenüber dem der Raupe nicht unerheblich verändert. Der Darm ist zu einem engen Rohr geworden, über welchem sich der mächtige und vor allem den ersteren an Breite übertreffende dorsale Gefäßstamm hinzieht. Der letztere, dessen Seitenwände zur dorsoventralen geneigt sind, indem sie dorsal-medianwärts convergieren, ist durch eine mediandorsale Rinne in zwei ventral miteinander kommunizierende Rohre geteilt.

Die Lage der Corpora allata zu diesen Organen ist nun derart, daß sie den Seitenwänden der Aorta unmittelbar benachbart sind, wobei sie soweit dorsalwärts liegen, daß sie noch über dieselbe hinausragen. Sie haben hiermit gegenüber ihrer ventral-lateralen Lage am Darmrohr der Raupe eine Verschiebung dorsalwärts erfahren, die sie in topographische Beziehung zum dorsalen Gefäßstamm gebracht hat. Gleichzeitig haben sie sich der Körpermediane soweit genähert, daß sie sich selbst nur in geringem Abstande voneinander befinden. Ihre Lage zu den nervösen Centralorganen ist annähernd die gleiche geblieben, vielleicht sind sie hier dem Gehirn ein wenig näher gerückt. Mit den Pharyngealganglien stehen sie in enger Beziehung, indem sich diese ihrer oralen Partie unmittelbar anlegen und sich zu gleicher Zeit als schmale Platte zwischen die Corpora allata und die ihnen lateralwärts benachbarten Tracheenstämme eine Strecke weit ein-

schieben. Im hinteren Bereich der in Rede stehenden Körper bilden dann die eben erwähnten Tracheen ihre unmittelbare laterale bzw. lateral-dorsale Begrenzung. Zur Körpermediane liegen die Corpora allata symmetrisch.

Sie stellen sich auch hier in annähernd ellipsoidischen Formen dar, deren Längsachsen zur dorsoventralen geneigt sind, indem sie den schrägen Seitenwänden der Aorta parallel laufen. Die fraglichen Organe zeigen offenbar eine lappige Ausgestaltung ihrer Oberfläche, die hier jedoch weniger ausgesprochen ist, als sie bei *Zygaena filipendulae* beobachtet werden konnte. Sie kommt dadurch zustande, daß die einzelnen Corpuszellen, die hier nur in sehr geringer Anzahl vorhanden sind, sich wenig über den Umfang des Organes erheben.

Die festgestellten Größenmaße sind ungefähr eine Länge von 100 $\mu$, eine Breite von 70—80 $\mu$ und eine Höhe von 55 $\mu$. Die Corpora allata des Schmetterlings stellen hiernach Organe des Kopfes von mittlerer Größe dar. Sie haben einerseits gegenüber denen der Raupe eine Größenzunahme nicht erfahren, anderseits muß jedoch in Rücksicht gezogen werden, daß sich ihre relative Größe durch Umwandlungen andrer Organe nicht unerheblich verändert hat, wie dies z. B. ein Vergleich der Corpora allata mit dem Darmrohr auf Transversalschnitten zeigt. Während sie bei der Raupe, wie Textfig. 7 erkennen läßt, nur einen kleinen Bruchteil des Darmquerschnittes darstellen, sind sie hier um das Doppelte größer als jener. Im Verhältnis zum Gehirn, welches während der postembryonalen Entwicklung an Mächtigkeit zugenommen hat, sind die Corpora allata dagegen entsprechend kleiner geworden.

Sie werden offenbar von einer feinen Hülle umschlossen, die da zu fehlen scheint, wo das Corpus allatum mit dem Pharyngealganglion in direkte Berührung tritt. Hüllkerne habe ich nicht nachweisen können. Als Nerven zu deutende Fäden entsenden sie auch hier wie bei *Vanessa Antiopa* nicht; sie können damit nicht als Innervationscentren angesehen werden.

Was die Corpora allata auf Schnitten vor allem auszeichnet, ist ihre intensive Färbbarkeit, die einerseits von der dunkel gefärbten Grundsubstanz und den in ihr verteilten intensiv dunklen Körnern, anderseits von dem Chromatin ihrer Kerne herrührt. So sind sie dunkler gefärbt als die ihnen benachbarten Pharyngealganglien. Die in Rede stehenden Organe setzen sich aus deutlich voneinander gesonderten Zellen zusammen. Diese sind von rundlicher Form. Ihre Größe auf Schnitten beträgt z. B. 31,5 × 25,5 $\mu$. Es handelt sich also um an-

sehnlich große Zellen, ein Umstand, der es mit sich bringt, daß die Corpora allata nur aus wenigen Zellen aufgebaut werden. Die diesen zugehörigen Kerne, die ihre Mitte einnehmen und ihnen bei länglicher Gestalt gleichgerichtet sind, stellen sich zumeist in einfachen Formen dar. Sie sind wenig länglich oder kurzachsig elliptisch. Ihre Größe ist eine wechselnde, wie die festgestellten Kernmaße auf Schnitten zeigen: $17 \times 9{,}5\,\mu$, $12 \times 6{,}5\,\mu$, $10 \times 7\,\mu$. Gegenüber den Kernen der Raupe haben sie damit kaum eine Änderung ihrer Größe erfahren. Ihre Lage im Corpus allatum ist an die der Zellen selbst gebunden. Bei ihrer geringen Anzahl kann naturgemäß nicht von einer besonderen Verteilung der Kerne gesprochen werden.

Durch das Fehlen einer Membran zeigen die Kerne, die sich durch ihre intensiv dunkle Färbung von der Grundsubstanz deutlich abheben, keine einfache scharfe Umgrenzung. Die peripheren Chromatinkörner liegen hier vielmehr vollkommen frei, wobei einzelne mehr oder weniger in die Grundsubstanz vordringen. Die Körnchen sowie das im Inneren befindliche Kernkörperchen liegen besonders centralwärts dichtgedrängt nebeneinander, während sie peripher eine mehr lockere Verteilung erkennen lassen. Hier lösen sie sich schließlich von dem Verbande der übrigen ab und stellen sich als isoliert in der Grundsubstanz liegende Körnchen dar. Die Verteilung der letzteren in den Zellen ist derart, daß sie unregelmäßig zerstreut und zumeist äußerst zahlreich sich vorwiegend in der Umgebung der Kerne finden, jedoch auch den übrigen peripheren Zellraum einnehmen. Dabei gibt es neben Zellen mit reichlichem Körnchengehalt solche mit nur geringem. Sie zeigen die gleiche Form und das gleiche färberische Verhalten wie die Chromatinkörner der Kerne, indem sie mit Heidenhains Eisenhämatoxylin intensiv schwarz gefärbt sind. Sie entsprechen den gleichen Bildungen bei der Raupe.

Die Grundsubstanz zeigt ein dichtes Gefüge und ist selbst granuliert. In der Nähe der Kerne ist sie allerdings etwas lockerer und damit heller gefärbt. Hier finden sich dann auch charakteristische Vacuolen, die denen von *Zygaena filipendulae* entsprechen. Scharf umschrieben, von fast durchweg rundlicher Form besitzen sie eine Größe, die etwa derjenigen der noch näher zu betrachtenden kleinen Nervenkerne gleichkommt. Ihr Auftreten ist auch hier nur gering.

Die Innervation der Corpora allata durch den Nervus Corporis allati geschieht in der Weise, daß sich von der oralen Partie des Pharyngealganglions aus ein Faserzug an die laterale Corpusseite begibt und hier ins Innere eintritt. Im Corpus allatum selbst ist er zwischen den

einzelnen Zellen verfolgbar, geht hier also in eine Verästelung ein. Die in seiner Begleitung befindlichen kleinen Nervenkerne, die eine deutliche Membran besitzen, sind von elliptischer Form und geringer Größe; so messen sie zumeist 4 × 2,2 $\mu$. Ihre Durchmesser sind damit etwa = $^1/_4$—$^1/_5$ derjenigen der Corpuskerne. Mit den kleinen Ganglienzellkernen des Pharyngealganglions stimmen sie gut überein, die also auch hier einen enormen Unterschied, vornehmlich in bezug auf die Größe gegenüber den Corpuskernen aufweisen.

### Nymphalidae:

### *Vanessa Antiopa* L.

Die paarigen Corpora allata dieser Form stehen hinsichtlich ihrer Topographie im Einklang mit der des Schmetterlings von *Pieris brassicae*. Ich beschränke mich daher auf wenige ergänzende Mitteilungen. In Fig. 32 auf Taf. XII ist das Corpus allatum der einen Körperseite in seiner Beziehung zum Dorsalgefäßstamm und zum Darmrohr dargestellt.

Während bei der Raupe der eben beschriebenen Form der Nervus pharyngealis der lateralen Gehirnpartie entspringt, nimmt er hier in Übereinstimmung mit seinem Verhalten bei den meisten der bisher betrachteten Insekten seinen Ursprung aus dem Gehirn an den Seitenwänden des Schlundringes, da, wo dieses beiderseits in die Commissuren übergeht. Der mächtige Nerv tritt nach sehr kurzem Verlaufe in den ventralen Teil des Ganglions ein, welches auch hier wieder in charakteristischer kappenartiger Form, also breitflächig die ganze orale bzw. oral-ventrale Partie des Corpus allatum umfaßt. Auf den beide miteinander verbindenden Nervus Corporis allati komme ich weiter unten zu sprechen.

Die in Rede stehenden Organe liegen entsprechend den eben geschilderten Verhältnissen dicht hinter dem Gehirn. Ein mächtiger Tracheenstamm bildet zum Teil ihre dorsale, ein feineres Tracheenröhrchen ihre ventrale Begrenzung.

Ihrer Form nach stellen sie sich annähernd in Ellipsoiden dar, welche auf Paramedianschnitten einen eiförmigen Umriß mit nach vorn gerichtetem spitzen Pole besitzen. Ihre großen Achsen, die oral-aboralwärts verlaufen, messen 117 $\mu$, die der Breite 92 $\mu$ und die der Höhe ungefähr 70 $\mu$. Lateralwärts jedoch, wo die Corpora allata höher sind als median, beträgt ihre Höhe etwa 85 $\mu$. Die Pharyngealganglien sind wohl um weniges kleiner als die Corpora allata, die selbst ansehnliche Organe des Kopfes darstellen.

Auf ihrer freien Oberfläche von einer feinen Hülle umschlossen, sind die in Rede stehenden Organe aus wenigen Zellen zusammengesetzt, die sich jedoch nicht deutlich voneinander sondern lassen, und die hier immerhin zahlreicher sind als bei den übrigen zur Beobachtung gekommenen Lepidopteren; so konnte ich z. B. auf Paramedianschnitten etwa 12, auf transversalen sogar 20 Zellen bzw. Kerne zählen.

Sie sind vorwiegend durch ihre Kerne charakterisiert. Diese sind von verschiedener, zumeist länglicher Form. Häufig laufen sie an einem Ende mehr oder weniger spitz zu. Seltener zeigen sie einfache, regelmäßige Formgestaltungen, so daß sie auf Schnitten breite elliptische Flächen bilden. Ihre Größe beträgt 24 × 12 bzw. 15 $\mu$, 26,5 × 7 $\mu$. Sie sind damit von absolut wie auch relativ zu den Zellen und zum Corpus allatum selbst beträchtlicher Größe. So erfüllen sie den weitaus größten Teil der Zellen und engen das Plasma derselben bzw. die Grundsubstanz auf schmale, periphere Zonen ein. Gegenüber den Corpuskernen von *Pieris brassicae* sind sie durchweg größer, gelegentlich übertreffen sie diese um das Doppelte. Eine Kernmembran besitzen sie auch hier nicht und zeigen daher die gleiche direkte Beziehung ihrer Chromatinbestandteile zur Grundsubstanz wie bei der vorigen Form. Die sehr zahlreichen Chromatinkörner, die intensiv dunkel gefärbt sind, so daß sich die Corpuskerne ungemein scharf von dem Untergrunde abheben, sind äußerst fein, von einfacher Form und annähernd gleicher Größe. Deutlich voneinander getrennt, zeigen sie im Centrum eine dichtere Aneinanderlagerung. Peripher breiten sie sich in dem plasmatischen Raum aus; hier finden sich jedoch nur in der nächsten Umgebung der Kerne ihnen in Form und Färbung gleichende Körnchen.

Was diese Kerne nun besonders auszeichnet, ist die schon beim Imago von *Pieris brassicae* gelegentlich beobachtete Ausbildung von Kernvacuolen. Es sind dies zumeist oberflächlich gelegene, d. h. peripher von einer nur dünnen Schicht von Chromatinkörnchen überzogene, runde, seltener unregelmäßig geformte Hohlräume, von denen die größten etwa 4 $\mu$ Durchmesser besitzen. Ihre Wandung läßt ein sehr feines, nur undeutlich zutage tretendes Netzwerk erkennen. Sie finden sich in den Kernen in der Einzahl oder auch zu mehreren nebeneinander. So zeigte z. B. ein länglicher Kern in seinem einen Ende eine große Vacuole und neben ihr im übrigen Raum vier kleinere von annähernd gleicher Größe.

Die Grundsubstanz, in welcher die Zellkerne eingebettet liegen, zeigt eine ausgesprochene, etwas grobe Granulierung. Vacuolen oder

maschenartige Hohlräume besitzt sie hier jedoch nicht. Der in den oralen Teil des Corpus allatum eintretende, hüllenlose Nervus Corporis allati nimmt seinen Weg mitten durch das in Rede stehende Organ. Einer der aus ihm durch Gabelung entstandenen Äste läßt sich bis an die hintere Corpuswand verfolgen. Die ihm zugehörigen kleinen Nervenkerne, die in ihren Form- und Größenverhältnissen denen der Pieriden gleichen, finden sich hier zumeist in größerer Anzahl beieinander; so zeigt der in Fig. 32 auf Taf. XII getroffene, jedoch nicht scharf eingestellte Querschnitt durch den Nerven 10—12 Kerne.

Die Corpora allata dieser Form können auch hier nicht als Ganglien aufgefaßt werden, wie schon ein Vergleich mit den Pharyngealganglien hinsichtlich ihrer Kernverhältnisse erkennen läßt. Auf der einen Seite stehen die intensiv dunkel gefärbten, chromatinreichen, einer Membran entbehrenden Corpuskerne, auf der andern, einmal die zahlreichen, etwa 2,5 × 1,8 $\mu$ messenden, länglichen kleinen Ganglienzellkerne, welche durch den Besitz einer deutlichen Kernmembran und weniger Chromatinbestandteile ausgezeichnet sind, das andre Mal wenige, große Kerne, die von runder Form sind und einen Durchmesser von 7 $\mu$ besitzen. Auch sie werden von einer Kernmembran umschlossen und erscheinen infolge ihres geringen Chromatingehaltes, der sich in wenigen, peripheren Chromatinkörnern und einem centralen, größeren Kernkörperchen darstellt, vorwiegend hell, um so mehr als sie selbst in dunklen, körneligen Zellen liegen.

Wie ihre Innervation durch den Nervus Corporis allati auch hier für eine besondere Bedeutung der Corpora allata spricht, so ist diese in Übereinstimmung mit den Beobachtungen an den übrigen Lepidopteren in einer drüsigen Funktion der Organe zu suchen. Natürlich kann es sich nur um eine innere Ausscheidung handeln. Wenn es auch nicht zur Ausbildung von Vacuolen in der Grundsubstanz gekommen ist, so lassen sich wohl mit dem Auftreten von Kernvacuolen und den im Plasma gelegenen, dem Chromatin gleichenden Bildungen Vorstellungen von einer secretorischen Tätigkeit der Corpora allata verknüpfen, wie anderseits mehr als bei allen andern Formen gerade hier der Chromatinreichtum der Kerne ein ganz auffallender ist.

### *Diptera.*

Orthorhapha, Nematocera, Polyneura, Tipulidae:

*Tipula gigantea* Schr. und *hortulana* M.

Die Corpora allata dieser beiden zur Untersuchung gekommenen Arten treten als paarige Organe auf. Sie befinden sich im Halsab-

schnitt, da, wo dieser selbst an den Thorax angrenzt. Der Beschreibung ihrer Lage zum Darm möchte ich zunächst einige Bemerkungen über diesen selbst vorausschicken.

Derselbe stellt im Kopf ein durch seine chitinöse Wandung ausgesteiftes Rohr dar, welches eine Dreiteilung erkennen läßt, indem das ventral-mediane Hauptrohr zwei dorsal-lateral sich vorbuchtende Rinnen bildet. Diese sind nun dadurch ausgezeichnet, daß sie ebenso wie die Basis des Hauptrohres in Bildungen eingehen, die sich auf transversalen Schnitten in je zwei hakenartig gekrümmten Fortsetzungen darstellen, welche sich der ganzen Länge nach über dem Umriß erheben. Das Darmrohr liefert mit diesen Bildungen bei seinem Durchtritt durch den Schlundring einen Stützapparat für das Gehirn und gibt mit seinen breiten Flächen eine Ansatzstelle für die Muskulatur ab. Es tritt damit an Stelle des fehlenden Tentoriums. Im Halsabschnitt geht dieses nur die flüssige Nahrung fortleitende Rohr in den eigentlichen resorbierenden Darm über, welcher in breiter Mächtigkeit aus dem hinteren Ende des ersteren gleichsam herausquillt.

An dieser Übergangsstelle liegen nun die Corpora allata, seitlich von dem engen Rohr und gleichzeitig oralwärts vor seiner breiten Fortsetzung nach hinten. Von dem das mittlere Kopfbereich einnehmenden, mächtigen Gehirn sind die Corpora allata durch einen größeren Abstand (über 400 $\mu$) entfernt. Fast gleichweit befinden sie sich vom Unterschlundganglion, welches sich hier unmittelbar unter dem Gehirn erstreckt. Beide letztere zeigen auf Median- bzw. Paramedianschnitten in ihrer Topographie und Ausbildung eine gewisse Ähnlichkeit mit ihrem Verhalten bei *Nepa cinerea*, nur mit dem Unterschiede, daß hier das erste Thoracalganglion vom Unterschlundganglion getrennt ist und mit ihm durch lange Connective in Verbindung steht, die auf gleichen Transversalschnitten mit den Corpora allata getroffen werden. Zu den Pharyngealganglien zeigen die in Rede stehenden Organe auch bei diesen Formen eine innige Beziehung, die sich darin ausdrückt, daß die ersteren breitflächig den oralen bzw. oral-dorsalen Teil der Corpora allata umfassen. Diese länglichen Ganglien, welche ebenso wie die Corpora allata die Flanken des Darmrohres einnehmen, liegen in ihrer Hauptmasse vor bzw. über ihnen, während eine ventrale Fortsatzbildung sich nach hinten über die Corpora allata hinaus erstreckt. Die Nervi pharyngeales, die der hinteren Gehirnpartie unfern der Mediane, unmittelbar über dem Ausgange des engen Schlundringes entspringen, verlaufen längs der dorsalen Seite des Darmrohres, den Nervus recurrens zwischen sich fassend,

zu den entfernten gleichnamigen Ganglien, in deren dorsalen Teil sie eintreten, nachdem sie sich kurz zuvor zu den Seiten des Darmes herabgesenkt haben.

Der unpaare Teil des Schlundnervensystems wird durch das Frontalganglion vorgestellt, welches sich in größerer Entfernung vor dem Gehirn befindet. Es ist mit diesem durch lange, starke Wurzeln verbunden. Das große und vor allem breite Ganglion, welches in der Medianebene vor einer Biegung des Darmrohres liegt, so daß dieses seine ventrale und aborale Nachbarschaft bildet, entsendet aus seiner hinteren, dorsalen Partie den unpaaren rücklaufenden Nerven, in dessem Verlaufe keine Anschwellung angetroffen wird, die sich als Occipitalganglion deuten ließe. Verbindungen zwischen dem unpaaren Teile des Schlundnervensystems und dem paarigen bzw. den Corpora allata lassen sich hier gleichfalls nicht feststellen.

In ihrer Nähe liegen die Speicheldrüsen mit ihren Ausführungsgängen, während die durch den Hals in den Kopf eintretenden Tracheenstämme in einiger Entfernung an ihnen vorüberziehen. Zur Körpermediane zeigen beide Organe eine symmetrische Lage.

Die Corpora allata stellen sich annähernd in Kugelform dar; vielleicht sind sie in dorsoventraler Richtung ein wenig länger und gehen so in ein kurzachsiges Ellipsoid über. Die festgestellten Größenmaße waren in einem Falle etwa 110 $\mu$ in der Längs- und Breitenrichtung des Körpers, während ihre Höhe etwa 115 $\mu$ betrug. Es handelt sich hiernach um ansehnlich große Organe, welche allerdings um weniges kleiner sind als die Pharyngealganglien.

Die Corpora allata sind allseitig scharf umschrieben. Sie werden von einer mittelstarken Hülle umschlossen, welche durch den Besitz kleiner, länglich schmaler, hier fast gleichmäßig dunkel gefärbter Hüllkerne ausgezeichnet ist. Ob diese das in Rede stehende Organ auch von dem ihm anliegenden Pharyngealganglion trennt oder ob hier beide hüllenlos aneinander stoßen, läßt sich nur schwer entscheiden. In einem Falle konnte ich einen Hüllkern parallel der Grenzfläche zwischen beiden Organen beobachten.

Was die Kernverhältnisse der Corpora allata dieser Formen anbetrifft, so stellen sich diese auf Schnitten zumeist in kreisrunden Formen dar; gelegentlich sind sie etwas in die Länge gezogen. Ihre Durchmesser betragen z. B. 5 $\mu$ bzw. 6 × 4,5 $\mu$. Dabei sind sie von annähernd gleicher Größe. Entsprechend dieser geringen Ausdehnung sind die fraglichen Organe aus einer enorm großen Anzahl von Zellkernen aufgebaut. So konnte ich auf Schnitten mehr als 200 Kerne

zählen. Wenn sie auch vielleicht peripher ein wenig dichter liegen als im Binnenraum, so lassen sie dennoch eine bestimmte Anordnung nicht erkennen. Regellos gelagert befinden sie sich das eine Mal nahe beieinander, sich gelegentlich berührend, das andre Mal sind sie durch größere Zwischenräume getrennt. Soweit hier, wie ich unten dartun werde, überhaupt von deutlich gesonderten Zellen gesprochen werden kann, liegen die Kerne in ihrer Mitte und nehmen zugleich einen relativ großen Teil derselben ein.

Sie besitzen eine deutliche Kernmembran, welche als feine Linie den Kernraum von der Grundsubstanz, von der er sich färberisch nur wenig unterscheidet, trennt. Was die Kerne dieser Formen besonders auszeichnet, ist das Auftreten zweier großer chromatischer Körper, die ich als Kernkörperchen in Anspruch nehmen möchte. Sie sind zumeist von einfacher Form, indem sie sich auf Schnitten in rundlich länglichen bzw. spitzwinklig dreieckigen Bildungen darstellen. Ihre Größe ist eine zum Kern selbst recht ansehnliche; so messen sie ungefähr 1,8 $\mu$ in der Länge. Stets treten sie in der Zweizahl auf und fast immer nehmen sie das Centrum des Kernes ein, indem sie hier dicht nebeneinander liegen. Außer ihnen besitzen die Kerne nur wenige, peripher an der Kernmembran wie auch im Binnenraum gelegene, kleinere Chromatinkörnchen. Die eben beschriebenen chromatischen Elemente werden durch feine Fäden miteinander in Verbindung gesetzt, welche auf Schnitten wie die Speichen eines Rades den Kern in radiärer Richtung durchziehen.

Die Grundsubstanz der Corpora allata ist zunächst durch ihre dunkle Färbung charakterisiert, die bei Anwendung von Heidenhains Eisenhämatoxylin sich einerseits in ähnlicher Weise darstellt, wie sie bei den Speicheldrüsen der gleichen Form zur Beobachtung kommt, während sie anderseits in ihrer Färbung erheblich von derjenigen des Gehirns und der Schlundganglien abweicht. Ihrer feineren Struktur nach ist sie granuliert und zwar derart, daß die einzelnen Körnchen eine maschige Anordnung zeigen. So kommt es auch hier zur Ausbildung verschieden großer, zumeist runder maschenartiger Hohlräume.

Neben diesen finden sich in der Grundsubstanz Bildungen, die den Vacuolen andrer von mir beschriebener Insekten entsprechen. Diese stellen sich in runden, in andern Fällen elliptischen Formen dar, welche ungefähr gleich der halben Kerngröße sind, gelegentlich jedoch sogar die Kerne an Größe selbst übertreffen. Sie werden von einer deutlichen, äußerst feinen Wandung umschlossen. Zum Teil liegen

sie den Kernen direkt an, in den meisten Fällen befinden sie sich jedoch in einiger Entfernung von ihnen. Neben isolierten vacuolenartigen Hohlräumen kommen auch solche zur Beobachtung, welche zu mehreren einander benachbart liegen. Diese werden vielfach durch Gänge miteinander verbunden, welche selbst aus einzelnen Waben aufgebaut sind, infolgedessen wie gekammert erscheinen. Diese wohl auf eine Ausscheidung deutenden Bildungen, sowie besonders die kleineren maschenartigen Hohlräume liegen vielfach in bestimmter Anordnung derart um den Kern, daß man zu der Vorstellung gedrängt wird, es hier mit den peripheren Partien einzelner Zellen zu tun zu haben, die sich so voneinander sondern lassen. Zellgrenzen sind jedoch nicht wahrnehmbar und außerdem zeigen nicht alle Zellen eine solche zur Vacuolenbildung neigende Umrandung.

Wie einerseits in dem fraglichen Körper nur eine Art von Kernen zur Beobachtung kommt, als kleine Nervenkerne zu deutende Bildungen also nicht festgestellt werden können, so finden sich auch anderseits keine fibrillären Faserzüge im Inneren des Organes. Im Zusammenhang hiermit kommt es auch nicht zur Ausbildung des bei andern Formen beschriebenen Hilus. Soweit überhaupt eine Innervierung der Corpora allata durch die ihnen unmittelbar anliegenden Pharyngealganglien stattfindet, kann sie sich nur in einer peripheren Ausbreitung von Nervenfasern darstellen; diese selbst habe ich jedoch nicht beobachten können. Als Nerven zu deutende Fäden entsenden die Corpora allata hier gleichfalls nicht und können aus diesem Grunde nicht als Innervationscentren angesehen werden.

Auch ein Vergleich der Corpora allata mit nervösen Organen, wie z. B. den Pharyngealganglien führt unbedingt zu der Vorstellung, daß sie keine Ganglien sind. So weichen beide in ihren Kernverhältnissen erheblich voneinander ab. Den runden Corpuskernen stehen die länglichen Ganglienzellkerne gegenüber, die bei einer Ausdehnung von $2 \times 3{,}5\,\mu$ auf Schnitten ihnen an Größe und vor allem an Zahl nachstehen, und deren chromatische Bestandteile durch die Ausbildung mehrerer größerer Chromatinkörner ein völlig andres Bild liefern als das Chromatin der Corpuskerne. Wenige ventral gelegene, große Ganglienzellen mit ebenfalls großen Kernen finden sich auch bei dieser Form im Pharyngealganglion. Von den Corpuskernen weichen sie gleichfalls bedeutend ab. Der Unterschied, der in der Ausbildung der Grundsubstanz zutage tritt, liegt, wie ich oben hervorgehoben habe, einmal in ihrer abweichenden Färbung, das andre Mal in ihrer maschig granulierten Struktur.

Ich bin geneigt, auch bei diesen Formen die Corpora allata als drüsige Organe mit innerer Ausscheidung anzusprechen, wozu mich ihre mehr oder weniger weitgehende Übereinstimmung mit den bisher betrachteten Insektenformen, in Sonderheit die Ausbildung der oben beschriebenen Drüsenvacuolen bestimmt.

## *Apterygogenea.*

### Entognatha. Collembola, Entomobryidae.

### *Tomocerus plumbeus* L.

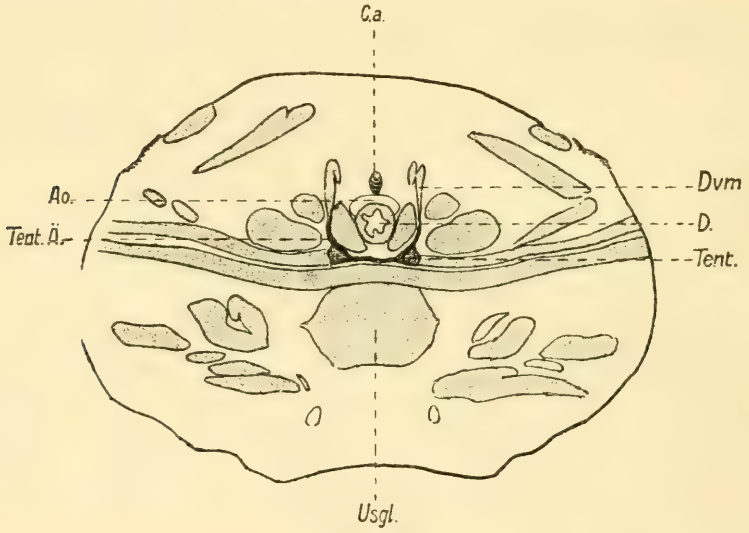
Das mir hier vorliegende reichliche Material verdanke ich zum größten Teil Herrn Prof. Dr. R. W. Hoffmann, welcher mir in bereitwilligster Weise seine zahlreichen Schnittserien durch *Tomocerus plumbeus* zur Verfügung stellte. Als Homologon der Corpora allata der pterygoten Formen möchte ich hier eine Bildung ansprechen, die von Hoffmann in seiner im historischen Teil erwähnten Abhandlung als Nervenfortsatz des Gehirns beschrieben worden ist.

Bei Besprechung der Innervation der Kopfdarmröhre kann er an dem hinter dem Gehirn gelegenen Teil des Oesophagus eine solche nicht feststellen. »Vom hinteren medianen Teil des oberen Centralorgans senkt sich allerdings eine zapfenartige Bildung zum Oesophagus hinab, die jedoch den Darm selbst nicht erreicht, sondern sich nur zur oberen Wand des supraoesophagealen Gefäßes begibt«, dessen Innervierung ihr offenbar obliegt. Hoffmann hat jedoch »trotz genauer Prüfung dieser Stelle keinen eigentlichen Ganglienknoten entdecken können und ebensowenig Nerven, die sich von ihm aus an dem Gefäß entlang erstrecken«.

Die Gründe, die mich zu einer Homologisierung dieses Gebildes mit den Corpora allata bestimmen, sind einmal in der Lage, das andre Mal in dem eigentümlichen Bau des Organes gegeben, dessen topographischen Verhältnissen ich mich zunächst zuwenden möchte.

Der hier also unpaar auftretende Körper liegt im Kopf unmittelbar in einer medianen, flachen Furche an der Hinterfläche des Gehirns, wenig über dem Ausgange des Schlundringes. Ventral von ihm verläuft das Darmrohr und die Aorta, an deren dorsale Wandung er in vielen Fällen unmittelbar anstößt, während er sich jedoch in andern stets in einiger Entfernung über ihm befindet. Das Unterschlundganglion wird mit dem in Rede stehenden Organe auf gleichen Transversalschnitten getroffen. Nach Bildungen, welche den Pharyngealganglien der pterygoten Formen entsprechen würden, habe ich ebenso wie Sommer und Hoffmann vergeblich gesucht. In einiger Ent-

fernung ventral unter ihm befindet sich der zwischen Darmrohr und Unterschlundganglion quer verlaufende Teil des Tentoriums, von welchem aus zu beiden Seiten des Darmes zwei Äste emporsteigen. Die an diese ansetzenden Muskeln ziehen in fast dorsoventraler Richtung, nur wenig nach vorn geneigt, dicht an der hinteren Gehirnwand entlang zum Dach des Kopfes. Sie nehmen zu dem fraglichen Gebilde eine benachbarte und zwar gleichzeitig symmetrische Lage ein. Die hier dargestellten topographischen Verhältnisse sind in Fig. 34 auf Taf. XII sowie in Textfig. 8 zur Anschauung gebracht.




**Textfig. 8.**

*Tomocerus plumbeus.* Transversalschnitt durch den Kopf unmittelbar hinter dem Gehirn. Vergr. etwa 85. *Ao*, Aorta; *C.a*, Corpus allatum; *D*, Darm; *Dvm*, dorsoventrale, an der Hinterwand des Gehirns verlaufende Muskeln; *Tent*, Tentorium; *Tent.Ä*, aufsteigende Tentoriumsäste; *Usgl*, Unterschlundganglion.

Seiner Form nach stellt das von mir als Corpus allatum angesprochene Gebilde einen länglich runden, seitlich zusammengedrückten Körper dar, welcher in der Transversalebene einem mit seiner breiteren Basis ventral gerichteten Eiumrisse, in der horizontalen annähernd einer Ellipse gleicht. Die große Achse der letzteren liegt dabei in der Längsrichtung des Körpers.

Was die Größe des fraglichen Gebildes anbetrifft, so konnte ich eine Länge von 42 $\mu$, eine Breite von 27 $\mu$ und eine Höhe von 30 $\mu$ feststellen. Es handelt sich hiernach bei diesem absolut genommen kleinen Organe um eine relativ zum Gehirn ansehnliche Größe.

Sowohl auf seiner freien Oberfläche als auch da, wo das fragliche Gebilde an das Gehirn angrenzt, wird es von einer feinen Hülle umschlossen, welche, wie dies Fig. 34 auf Taf. XII zur Darstellung bringt, als deutliche Trennungslinie zwischen ihm und dem Gehirn verläuft, jedoch ventralwärts fehlt. Hier treten beide durch einen vom Gehirn aus an bzw. in das Organ eintretenden Nerven in unmittelbare Beziehung zueinander. Die Hülle, die offenbar direkt in diejenige des Gehirns übergeht, besitzt keine Hüllkerne. Wenigstens habe ich sie niemals beobachten können.

Das in Rede stehende Organ wird aus nur sehr wenigen Zellen bzw. Zellkernen aufgebaut. So sind die vier Kerne, welche in Fig. 35 auf Taf. XII zur Anschauung gebracht sind, die größte Zahl, die je auf Schnitten festgestellt werden konnte, während zumeist nur ein oder zwei Kerne angetroffen werden. Dieser außergewöhnlich geringen Anzahl entsprechend liegen sie in größerem Abstande voneinander. Dabei bevorzugen sie eine periphere Lage. Ihrer Form nach sind sie länglich, sowohl langgestreckt als auch mehr rundlich. Annähernd von gleicher und dabei zum Corpus allatum selbst ansehnlicher Größe messen sie auf Schnitten etwa $4{,}5 \times 2{,}2\,\mu$. Eine Kernmembran besitzen sie nicht. Sie stellen lediglich eine Anhäufung isoliert liegender Chromatinkörner dar, welche bei Anwendung von Heidenhains Eisenhämatoxylin intensiv dunkel gefärbt sind. An Zahl gering, sind die einzelnen Körnchen zumeist von annähernd gleicher Größe. Chromatische Fäden, sowie ein Kernkörperchen sind nicht vorhanden.

Sie liegen in einer Grundsubstanz, in welcher keinerlei Zellgrenzen beobachtet werden können. Diese selbst ist dunkler gefärbt als das Gehirn. Sie besitzt eine fein granulierte Struktur. Zum einen Teil liegen die einzelnen Granula gleichmäßig nebeneinander, zum andern ordnen sie sich zu einem weitlumigen Maschenwerk an, welches die Bildung unregelmäßig begrenzter und geformter Hohlräume bedingt. Neben diesen finden sich in der Grundsubstanz scharf umschriebene Hohlräume, die sich durch ihre besondere Größe auszeichnen. Sie liegen zumeist peripher und zwar vorwiegend in der dem Gehirn abgewandten Partie des Organes. Fig. 34 auf Taf. XII zeigt einen solchen ventral gelegenen, rundlichen Hohlraum, in dessen Nähe ein Zellkern getroffen ist. Nach dem Inneren zu gehen sie vielfach in Gänge bzw. schmale Spalträume über.

Das in Rede stehende Organ ist vor allem dadurch ausgezeichnet, daß sich in ihm mehrere, zumeist 3 oder 4 große, flächenhaft ausgedehnte Bildungen vorfinden, welche sich infolge ihrer intensiv dunklen

Färbung deutlich von der Umgebung abheben. Auf Schnitten stellen sie sich in Form von breiten Bändern dar, die das Organ seiner ganzen Ausdehnung nach, vorwiegend in horizontaler Richtung durchqueren. An ihren Enden, da, wo sie an die Hülle anstoßen, keilen sie sich allmählich aus. Auf Medianschnitten sind sie derart angeordnet, daß sie von der vorderen, an das Gehirn anstoßenden Mitte aus nach der freien Oberfläche zu ausstrahlen; dabei sind sie einmal fast eben, das andre Mal in Windungen gelegt. Je zwei dieser Bildungen, die von der feinkörneligen Grundsubstanz umgeben sind, lassen die oben erwähnten Hohlräume bzw. die von ihnen nach innen vordringenden Gänge und Spalten zwischen sich. Auf Schnitten zeigen diese letzteren vielfach in ihrer Mitte, ihnen gleichlaufend, eine feine Linie, die sich da, wo sie an die Oberfläche ansetzt, spaltet. Es erweckt den Eindruck, als ob hier Faltungen der Oberfläche in das Innere vorlägen.

Oral-ventral bildet das fragliche Organ eine stielartige Fortsetzung, welche in das Gehirn übergeht. Sie stellt den Verlauf eines ansehnlichen, beide miteinander verbindenden Nerven dar, der dem Nervus Corporis allati der Pterygoten entsprechen würde. Er dringt eine kurze Strecke weit in das Organ selbst ein. In Fig. 34 auf Taf. XII tritt er bis an den oben erwähnten ventralen Hohlraum. Weiter läßt er sich jedoch nicht verfolgen.

Wie schon Hoffmann keinen eigentlichen Ganglienknoten entdecken konnte, so stellt diese eigenartige Bildung meines Erachtens kein nervöses Organ dar; denn einerseits fehlt ihm eine fibrilläre Struktur und anderseits zeigen auch seine Kerne Unterschiede gegenüber denen des Gehirns. Mit den sehr zahlreichen kleinen Kernen des letzteren stimmen sie zwar in ihrer Größe ungefähr überein, weichen jedoch hinsichtlich ihrer Form, ihrer Umgrenzung und der Ausbildung ihrer chromatischen Bestandteile, die sich bei jenen in zahlreichen feineren Chromatinkörnchen und intensiv dunkel gefärbten Kernkörperchen darstellen, ab. Noch erheblicher ist der Unterschied gegenüber den wenigen großen $10 \times 6\,\mu$ messenden Kernen des Gehirns, welche durch den Besitz einer feinen Membran und eines reichlichen und intensiv dunkel gefärbten Chromatins ausgezeichnet sind.

Die Innervierung des in Rede stehenden Organes durch den medianen Gehirnnerven spricht auch hier für eine besondere Bedeutung desselben. Ob es sich jedoch, wie bei den pterygoten Formen als eine Drüse mit innerer Secretion ansprechen läßt, möchte ich noch nicht entscheiden. Immerhin lassen sich die eigenartigen, dunkel gefärbten, von einer plasmatischen Schicht umgebenen Bildungen, die vor allem

eine vollkommen homogene Beschaffenheit besitzen, als Drüsenprodukte deuten und damit für diese Auffassung ins Feld führen. Vielleicht kommt diesen Bildungen selbst noch eine besondere, möglicherweise stützende Funktion für das Organ zu.

Für die Richtigkeit der Homologisierung dieses Gebildes mit den Corpora allata der Pterygoten spricht ihre mit jenen übereinstimmende Lage und ihr besonderer Bau. Daß dasselbe hier vom Gehirn aus innerviert wird, macht keinerlei Schwierigkeiten, denn einmal entspringt der Nerv an einer Stelle, an welcher gewöhnlich die Nervi pharyngeales wurzeln, und das andre Mal haben die Beobachtungen an den Phasmatiden gezeigt, daß der Nervus Corporis allati aus einer Plexusbildung des Nervus pharyngealis vor seinem Eintritt in das gleichnamige Ganglion hervorgeht, und selbst vielleicht nur eine äußerst kurze Strecke im Pharyngealganglion verläuft. Das Corpus allatum wird also bei jenen Formen ohne Dazwischenschaltung des Pharyngealganglions vom Gehirn aus innerviert, wie es hier bei den fehlenden Ganglien nicht anders möglich ist.

Eine definitive Entscheidung über die Frage, ob sich diese Bildung als Corpus allatum in Anspruch nehmen läßt, kann naturgemäß erst die Entwicklungsgeschichte dieses Organes bringen.

## Zusammenfassende Betrachtungen.

Die hier folgenden zusammenfassenden Betrachtungen möchte ich nur auf die Insekten ausdehnen und damit die Apterygogenea ausschließen, da die Untersuchungen an diesen noch zu spärlich sind, um von allgemeinen Gesichtspunkten aus betrachtet zu werden.

Für die Insekten kann die Annahme Janets, daß sich die Corpora allata bei allen Formen vorfinden, durch die vorliegenden Untersuchungen als bewiesen erachtet werden, zumal es mir gelungen ist, neben den beschriebenen Arten noch bei Vertretern zweier Ordnungen das Vorhandensein der Corpora allata festgestellt zu haben. Es sind dies die Ephemeroidea, Ephemeridae: *Cloëon dipterum* L. und die Neuroptera, Megaloptera: *Chrysopa vulgaris* Schn. Außer diesen können noch die Angaben Holmgrens über die Corrodentia, Termitidae als sicher angesehen werden, da seine Figuren ohne weiteres erkennen lassen, daß er wirkliche Homologa der Corpora allata beschrieben hat.

Bei der überwiegenden Mehrzahl der Formen konnten die in Rede stehenden Organe in paariger Ausbildung beobachtet werden. Unpaare Corpora allata wurden von Heymons bei *Forficula auricularia* und von Bugnion und zwar als unpaares Ganglion cardiaque bei *Fulgora macu-*

*lata* und bei *Pyrrhocoris apterus* beschrieben. Diese Befunde lassen sich bestätigen bzw. dahin erweitern, daß außer bei den Dermapteren nur bei den Rhynchoten und zwar hier vorwiegend unpaare Corpora allata auftreten.

Wie durch die Entwicklungsgeschichte eine paarige Entstehungsweise der fraglichen Gebilde nachgewiesen ist, so handelt er sich in allen den Fällen, in denen sich die Corpora allata als paarige Organe feststellen lassen, um primäre Zustände, während das unpaare Corpus allatum eine sekundäre Erscheinung darstellt, die sich aus den ersteren ableiten läßt. Der Weg, der offenbar erst in später embryonaler Entwicklung beschritten wurde, wird durch die verschiedenen Formzustände, in denen sich die Corpora allata bei den von mir untersuchten Rhynchoten darstellen, anschaulich vor Augen geführt. Ohne mit dem folgenden Gedankengange einen tatsächlichen Entwicklungsweg vorführen zu wollen, möchte ich jedoch mit demselben die Möglichkeit einer solchen Entwicklung angedeutet haben.

Bei den Wasserwanzen sind die Corpora allata paarige Gebilde. Während sie sich jedoch bei *Notonecta glauca* in größerer Entfernung voneinander befinden, sind sie bei *Nepa cinerea* der Medianebene soweit genähert, daß nur ein Abstand von wenigen $\mu$ sie voneinander trennt. Ein weiterer Schritt wird dadurch herbeigeführt, daß beide Körper in der Medianebene miteinander verschmelzen und zwar so, daß sowohl äußerlich durch Ausbildung einer medianen Furche, durch welche das ganze Gebilde eine hantelförmige Gestalt erhält, als auch innerlich durch Auftreten einer medianen, beide Hälften voneinander trennenden, der äußeren peripheren entsprechenden Kernschicht, die das unpaare Organ zusammensetzenden paarigen Komponenten erkennbar sind. Als Beispiel hierfür ist *Fulgora maculata* und *Hydrometra lacustris* anzusehen. Das unpaare, mediane und symmetrisch gebaute Corpus allatum von *Aphis spec.* stellt das Endglied dieser Entwicklungsreihe dar, welches bei *Pyrrhocoris apterus* insofern eine besondere Ausgestaltung erfahren hat, als es zu einem unsymmetrisch gelagerten und gebauten Gebilde geworden ist.

Was die Lage der Corpora allata anbetrifft, so besteht die Behauptung Pawlowas, nach welcher »die Ganglien des paarigen Schlundnervensystems«, also die Pharyngealganglien und die Corpora allata bei den Orthopteren und den Coleopteren auf den Kopf beschränkt sind, nicht zu Recht. Die Untersuchung hat vielmehr ergeben, daß die fraglichen Gebilde insofern einem Wechsel unterworfen sind, als sie sich im Kopf, im Hals und im Thorax befinden. Vornehmlich

nehmen sie den hinteren Teil des Kopfes bzw. seine Grenze gegen den Thorax, die sich nicht genau ziehen läßt, ein. Im Thorax selbst konnten sie nur bei *Rhagonycha melanura* und bei *Nepa cinerea* beobachtet werden.

Wenn die Corpora allata im historischen Teile als Organe definiert wurden, welche sich »schließlich der Aorta und damit dem Schlunde anlegen«, so muß dies topographische Kriterium nach den vorliegenden Beobachtungen dahin umgeändert werden, daß die fraglichen Organe in erster Linie durch ihre mittelbare oder unmittelbare Beziehung zu den Pharyngealganglien und der damit Hand in Hand gehenden benachbarten Lage zum Darmrohr, und erst in zweiter Linie durch ihre Lagebeziehung zu trachealen Bestandteilen und zur Aorta charakterisiert sind. Die älteren Autoren haben die Lage der Corpora allata schon treffend gekennzeichnet, wenn sie von ihren »hinteren paarigen Eingeweideganglien« aussagten, daß sie sich »zu beiden Seiten der Speiseröhre, hinter dem Gehirn und symmetrisch zum Nervus recurrens befinden und sich dem vorderen Ganglienpaar soweit nähern können, daß sie damit verschmolzen erscheinen«.

Der Weg, den die Corpora allata von ihrer Ursprungsstelle, der Maxillenbasis zu ihrem definitiven Lagerungsorte am Darmrohr gegangen sind, hat sie zunächst bis in einige Entfernung zu den Pharyngealganglien geführt, wie dies vorwiegend die ursprünglichen Formen, die Orthopteren erkennen lassen. Sie haben sich dann z. B. bei den Apiden allmählich diesen Ganglien genähert, bis sie, wie die Mehrzahl der höher stehenden Formen, der Coleopteren, der Rhynchoten, der Lepidopteren und der Dipteren zeigt, in innige Beziehung zu den Schlundganglien getreten sind, die einmal in der unmittelbaren Berührung zwischen beiden, das andre Mal in ihrer gemeinsamen Umhüllung durch das Perineurium des Ganglions zum Ausdruck kommt.

Entsprechend der engen topographischen Beziehung der in Rede stehenden Körper zu den Pharyngealganglien müssen denn auch die letzteren für alle Besonderheiten, die sich in der Lage der Corpora allata beobachten lassen, vielfach verantwortlich gemacht werden, während sich diese selbst offenbar nur passiv verhalten haben. Als Beispiel hierfür läßt sich die asymmetrische Lage der Corpora allata von Coleopteren, auf die ich weiter unten zurückkommen werde, sowie ihre bereits erwähnte thoracale Lage bei *Rhagonycha melanura* anführen, welch letztere nur dadurch zustande gekommen sein kann, daß die Corpora allata, nachdem sie innerhalb des Kopfes in unmittel-

bare Beziehung zu den Schlundganglien getreten waren, durch diese aus dem Kopfe in den Thorax verschoben wurden.

Dem Darmrohr, in Sonderheit dem Oesophagus sind die Corpora allata stets benachbart; ihre Lage ist jedoch insofern eine wechselnde, als sie sich lateral, ventral-lateral, dorsal-lateral und bei unpaarer Ausbildung direkt dorsal von ihm befinden. Nur bei einem Teil der untersuchten Insekten stehen die fraglichen Organe in topographischer Beziehung zu trachealen Bestandteilen, wie den in den Kopf eintretenden Tracheenhauptstämmen bzw. den von diesen ausgehenden Ästen und Kapillaren. Während sie sich nämlich bei den Coleopteren, den Hymenopteren, den Gymnoceraten und den Rhopaloceren in mehr oder weniger inniger Berührung zueinander befinden, lassen die Orthopteren, die Mehrzahl der Rhynchoten, die Frenaten und die Dipteren keinerlei Lagebeziehung zwischen beiden erkennen. Die topographische Beziehung der Corpora allata zu den Tracheen kann daher nicht zu allgemeinen Betrachtungen herangezogen werden, wie sie Janet bei der Deutung der in Rede stehenden Organe anzustellen versucht hat. Eine besondere Stellung nimmt hier noch *Pyrrhocoris apterus* ein, als die einzige Form, bei welcher ein Eintritt von Tracheen ins Innere statthat. Der Aorta liegen die Corpora allata nur in wenigen Fällen an, so bei den Apiden, der Mehrzahl der Rhynchoten und den Rhopaloceren. Bei den letzteren haben sie diese Beziehung jedoch erst im imaginalen Zustande gewonnen, indem sie sich bei der Raupe noch entfernt von ihr befinden. Vielfach konnte eine benachbarte Lage zum Tentorium und den Speicheldrüsen bzw. ihren Ausführungsgängen beobachtet werden. Nur gelegentlich ließen sich Lagebeziehungen zum Occipitalganglion, zum Nervus recurrens, den Pericardialkörpern und dem Pericardialsinus konstatieren.

Während die Corpora allata in der Regel symmetrisch gelagert sind, muß die beobachtete Asymmetrie ihrer Lage unter verschiedenen Gesichtspunkten betrachtet werden, auf die ich bereits bei Besprechung der einzelnen Formen hingewiesen habe. So handelt es sich bei paariger Ausbildung der fraglichen Organe um eine ungleiche Lage in oral-aboraler, bei unpaarer dagegen um eine Asymmetrie in horizontal-transversaler Richtung, also senkrecht zur ersteren.

Von besonderer Wichtigkeit ist hierbei die Tatsache, daß bei paariger Ausbildung die asymmetrische Lage der Corpora allata das eine Mal mit einer entsprechenden der Pharyngealganglien zusammenfällt, wie dies bei *Rhagonycha melanura* und *Agelastica alni* der Fall ist, das andre Mal dagegen diese vollkommen symmetrisch gelagert

sind, wie bei den Phasmatiden. Nur in diesem letzteren Falle kann von einer eigentlichen Asymmetrie der Lage der in Rede stehenden Organe selbst gesprochen werden, für die sich zurzeit noch keine genügende Erklärung erbringen läßt.

Die bei diesen Objekten beobachtete Asymmetrie ihrer Form steht in keinerlei Zusammenhang mit ihrer asymmetrischen Lage, da auch symmetrisch gelagerte Corpora allata sie gleicherweise erkennen lassen. Nur bei *Pyrrhocoris apterus* stellt die Asymmetrie der Lage offenbar eine Folge derjenigen ihrer Form dar, welch letztere hier ja in besonders ausgeprägter Weise in die Erscheinung tritt. In den andern Fällen dagegen läßt sich das gleichzeitige Vorhandensein eines Hilus feststellen, während da, wo ein solcher nicht zur Beobachtung kommt, das Corpus allatum eine regelmäßige Form, eine Kugel, ein kurzachsiges Ellipsoid oder ein Oval bildet.

In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle sind die Corpora allata von ansehnlicher Größe, sowohl absolut genommen als auch in bezug auf die Organe ihrer Nachbarschaft. Eine relativ geringe Größe besitzen sie nur bei den Coleopteren mit Ausnahme der Tenebrioniden. Von den Rhynchoten, deren Corpora allata Organe mittlerer bzw. beträchtlicher relativer Größe darstellen, besitzt *Aphis spec.* die kleinsten (20—22 $\mu$) und *Pyrrhocoris apterus* die größten der von mir beobachteten Corpora allata (170—220 $\mu$), dem sich nach Holmgren die alte Termitenkönigin (175—190 $\mu$) anschließen würde. Was in Sonderheit das Größenverhältnis der fraglichen Organe zu den Pharyngealganglien anbetrifft, so sind sie trotz ihrer beträchtlichen Dimensionen zumeist kleiner als jene.

Bei einer Anzahl von Objekten konnten Größenschwankungen konstatiert werden, welche einmal mit der durch das verschiedene Alter bedingten verschiedenen Größe des einzelnen Tieres in Zusammenhang stehen, wie dies *Pyrrhocoris apterus* in eklatanter Weise zeigt und nach Holmgrens Angaben auch für die Termiten anzunehmen ist, das andre Mal aber rein individueller Natur zu sein scheinen, wie dies z. B. bei *Agelastica alni*, bei *Notonecta glauca* und *Typhlocyba spec.* der Fall ist.

Die in Rede stehenden Organe werden allseitig von einer mesodermalen, durch den Besitz weniger länglich schmaler Kerne ausgezeichneten Hülle umschlossen. Ich glaube ihr Vorhandensein bei allen Formen annehmen zu dürfen, wenn es mir auch bei einigen Rhynchoten (*Typhlocyba spec.* und *Aphis spec.*) nicht gelungen ist, sie aufzufinden. Da, wo Corpus allatum und Pharyngealganglion, wie dies

zumeist der Fall ist, unmittelbar aneinander stoßen, kommt die Hülle nicht zur Ausbildung. Während sie hier bei einigen Formen, wie bei *Pyrrhocoris apterus* nur eine kleine Fläche für die unmittelbare Beziehung zwischen beiden Organen frei läßt, und damit letztere selbst durch eine einschnürende Furche voneinander absetzt, umschließt sie bei andern wie z. B. bei *Lampyris splendidula* beide Organe in ihrer Gesamtheit, gewährt diesen damit die Möglichkeit einer breitflächigen Berührung. In allen diesen Fällen stellt die Hülle selbst nichts andres als eine Fortsetzung des Perineuriums des Ganglions dar. Einen extremen Fall bietet die Larve von *Tenebrio molitor*, bei welcher die Corpora allata nur auf einer Fläche an die äußere Hülle angrenzen, während sie auf ihren übrigen von ganglionärer Substanz begrenzt werden.

In der Ausgestaltung ihrer Oberfläche zeigen die in Rede stehenden Organe insofern eine Verschiedenheit, als der bei vielen Formen beobachteten, der regelmäßigen äußeren Form entsprechenden, einfachen Oberfläche eine durch Erhebungen bzw. Einsenkungen veränderte gegenübersteht. Bei *Bombus spec.* konnte eine schwach wellenförmige Kontur der Corpora allata auf Schnitten beobachtet werden, welcher geringe kuppenartige Erhebungen im Raume entsprechen würden. Die gleiche Erscheinung in etwas ausgeprägterer Weise zeigt der Schmetterling von *Pieris brassicae*. Bei andern Formen wie bei *Agelastica alni* bildet die Hülle eine mehr oder weniger tief gehende Einfaltung ins Innere. Zu solchen Einsenkungen der Oberfläche muß auch der bei vielen Objekten vorhandene Hilus gerechnet werden, welcher den das Corpus allatum innervierenden Nervus Corporis allati aufnimmt. Die weitgehendste Ausgestaltung hat die Oberfläche des Corpus allatum von *Zygaena filipendulae* erfahren, indem hier tiefgehende Einschnitte mit stark hervorragenden Erhebungen und Vorsprüngen zusammen dem Ganzen ein lappiges Aussehen verleihen. Daß es sich in allen diesen Fällen um eine Vergrößerung der Oberfläche handelt, leuchtet sofort ein. Welche Bedeutung dieser Vergrößerung jedoch zukommt, läßt sich nicht ohne weiteres entscheiden, zumal diese Bildungen mit Ausnahme des Hilus nur bei sehr wenigen Formen zur Beobachtung gelangen.

Wie zahlreiche andre Erscheinungen z. B. die schon betrachteten Lagerungsverhältnisse, so liefert auch der innere Bau der Corpora allata der von mir untersuchten Insekten kein gleiches einheitliches Bild. Dabei ist jedoch das Aussehen der fraglichen Organe auf Schnitten ein so charakteristisches, daß man sie bei einiger Übung auf den ersten

Blick als solche erkennt, was vorwiegend darin seinen Grund hat, daß sie durch die dunkle Färbung ihrer Grundsubstanz und ihrer Kerne ausgezeichnet sind. Die erstere stellt in allen Fällen eine maschig granulierte Masse dar, die gleichsam verschiedene Nuancen zeigt, wie ich denn auch bei Besprechung der einzelnen Formen eine weit- und engmaschige, eine grobkörnelige, eine körnelig flockige, eine krümelig flockige und eine verschwommen granulierte Grundsubstanz unterschieden habe.

Als ein besonderes Charakteristikum der Grundsubstanz der Corpora allata muß die Ausbildung von Vacuolen angesehen werden, die gleichfalls wieder unter den verschiedenen Formen, selbst innerhalb einer Ordnung Differenzen aufweisen. So steht den scharf umschriebenen Vacuolen des Imago von *Tenebrio molitor*, die einer eingehenden Betrachtung unterzogen wurden, die durch waben- oder maschenartige Hohlräume gekennzeichnete Grundsubstanz der übrigen Coleopteren gegenüber. Während es sich hier wie auch bei *Tipula gigantea* um zahlreiche kleine Vacuolen handelt, besitzt *Zygaena filipendulae* solche von mittlerer Größe, die nur in geringer Anzahl und zwar je eine in einer Zelle vorhanden sind. Eine Sonderstellung nimmt auch hierin wieder *Pyrrhocoris apterus* ein, bei welchem neben zahlreichen kleinen vacuolenartigen Hohlräumen, die die peripheren Partien der einzelnen Zellen darstellen und die in wirbelartigen Centren zusammenfließen, drei große Sammelvacuolen auftreten, die ihresgleichen bei den übrigen Formen nicht finden. Auch die Phasmatiden, die durch die Ausbildung ihres als alveoläres Schichtgebilde bezeichneten centralen Produktes abseits von den übrigen Formen stehen, besitzen ja ein centralwärts gerichtetes vacuolisiertes Plasma.

Nur bei wenigen Formen lassen sich typische Zellen voneinander sondern, in den meisten Fällen kann nur von einer das ganze Organ mehr oder weniger gleichmäßig erfüllenden Grundsubstanz gesprochen werden. Bemerkenswert ist auch hier wieder die Verschiedenheit hinsichtlich der Ausbildung von Zellen, wie sie sich einmal innerhalb einer Unterordnung, das andre Mal im Laufe der postembryonalen Entwicklung, auf die ich weiter unten zurückkommen werde, einstellt. Ein Beispiel für den ersteren Fall bieten die Aculeaten, von denen die Formiciden und Vespiden keine Zellen, die Apiden dagegen typisch voneinander abgegrenzte erkennen lassen, die aber selbst wieder hinsichtlich der Deutlichkeit ihrer Umgrenzung abgestuft sind.

Was die Kerne anbetrifft, so wurde schon darauf hingewiesen, daß die dunkle Färbung der Corpora allata, wie sie sich auf Schnitten

darstellt, auf der intensiven Färbbarkeit ihrer Kerne beruht. Diese selbst hängt in erster Linie von ihrem Chromatinreichtum ab. Es läßt sich nun die interessante Tatsache feststellen, daß eine Anzahl von Formen zahlreiche kleine, eine andre wenige große Kerne besitzt. Die Coleopteren, einige Rhynchoten, wie *Notonecta glauca* und *Typhlocyba spec.* und die Dipteren gehören der ersteren Gruppe an und finden in *Tipula gigantea* ihren extremen Vertreter, welcher auf einem einzigen Schnitte mehr als 200 Kerne von ungefähr 5 $\mu$ Durchmesser zeigt. Die zweite Gruppe wird durch die Hymenopteren, einige Rhynchoten wie *Pyrrhocoris apterus* und *Aphis spec.* und die Lepidopteren vorgestellt, von denen z. B. bei *Zygaena filipendulae* nur 5—7 Kerne von 11,5—19 $\mu$ Durchmesser, bei *Vanessa Antiopa* etwa 20 Kerne von 15—24 $\mu$ Durchmesser die Schnitte erfüllen. Es fällt also im allgemeinen die geringe Anzahl mit der beträchtlichen Größe und die große Anzahl mit der geringen Größe der Kerne zusammen, so daß dadurch dem ganzen Organe ein entsprechender und zwar relativ beträchtlicher Chromatinreichtum gesichert wird.

Die Innervation des Corpus allatum durch den Nervus Corporis allati erfolgt in verschiedener Weise, je nachdem das in Rede stehende Organ entfernt vom Ganglion oder in unmittelbarer Berührung mit ihm steht, und je nachdem es einen Hilus besitzt oder nicht. In den Fällen, wo beide Organe, wie bei den Orthopteren voneinander entfernt liegen, zeigt der von einem Perineurium umhüllte Nerv einen freien Verlauf zwischen beiden. Ist es jedoch zu einer innigen Beziehung zwischen dem Corpus allatum und dem Pharyngealganglion gekommen, wie sie darin zum Ausdruck kommt, daß beide von einer gemeinsamen Hülle umschlossen werden, so muß der sie verbindende Nervus Corporis allati selbst hüllenlos sein. Sein Verlauf ist in letzterem Falle naturgemäß nur ein sehr kurzer.

Das Verhalten des Nerven am bzw. im Corpus allatum ist völlig unabhängig von den eben betrachteten Lageverhältnissen, steht vielmehr in enger Beziehung zu dem Fehlen bzw. Vorhandensein einer Hilusbildung. Das regelmäßig gebaute, eines Hilus entbehrende Corpus allatum kann nur eine oberflächliche Innervierung erfahren, sei es, daß der Nerv wie bei den Phasmatiden sich in mehrere Äste auflöst, welche an verschiedene Teile der Peripherie des Corpus allatum herantreten, sei es, daß der unverästelte Nerv wie bei *Notonecta glauca* sich an einer Stelle desselben flächenhaft verbreitert. Mit der Ausbildung eines Hilus ist für den Nerven ein Weg ins Innere geschaffen worden. Während dieser das eine Mal als einfacher Nervenstumpf eine Strecke

weit in das Corpus allatum vordringt, ohne daß sich hier Verästelungen bzw. Ausbreitungen von Nervenfasern beobachten ließen, löst er sich das andre Mal in einzelne wenige Nervenstränge auf, welche im Inneren des Organes offenbar eine Beziehung zu den einzelnen Corpuszellen zu gewinnen suchen, wie dies z. B. bei *Bombus spec.* festgestellt werden konnte. Über die Nervenendigungen selbst kann ich nichts aussagen.

Dieses verschiedene Verhalten des Nerven gegenüber dem Corpus allatum erscheint auf den ersten Blick völlig unvermittelt. Wie aber bereits hervorgehoben wurde, muß der Hilus als eine Einsenkung der äußeren Oberfläche betrachtet werden. Von diesem Gesichtspunkte aus fällt dann die periphere Verbreiterung des Nerven mit seinem einfachen Eintritt ins Innere zusammen, welch letzterer dann zu jenen Fällen hinüberleitet, wo seine Enden allmählich zu den einzelnen Zellen bzw. Zellterritorien des Corpus allatum in Beziehung treten.

Ich möchte bei diesen Betrachtungen darauf hingewiesen haben, daß das differente Verhalten des Nervus Corporis allati auch hier wieder innerhalb einer Ordnung, ja einer Familie konstatiert werden kann. Die durch ihre Größe und die Ausbildung ihrer zahlreichen Vacuolen von den andern Coleopteren abweichenden Tenebrioniden unterscheiden sich auch hier hinsichtlich ihrer Innervierung von jenen, indem der sich nur oberflächlich verbreiternde Nerv dem ins Corpus allatum eintretenden jener Formen gegenübersteht. Bei den Hymenopteren ließ sich bei *Vespa germanica* eine Innervation der Corpora allata nicht beobachten, während für *Lasius spec.* ein oberflächliches Herantreten des Nerven an das Corpus allatum als wahrscheinlich hingestellt wurde. Von den Apiden steht für *Chalicodoma muraria* und für *Bombus spec.* ein Eintritt des Nerven, für *Apis mellifica* dagegen nur eine periphere Verbreiterung desselben fest.

Wie ich bei Beschreibung der einzelnen Formen ausdrücklich hervorgehoben habe, läßt sich nur die eben beschriebene Verbindung zwischen den Corpora allata und den Nachbarorganen also hier den Pharyngealganglien nachweisen, die in Rede stehenden Organe können also weder von andrer Seite aus innerviert werden, noch selbst eine Innervation ausführen.

Während der postembryonalen Entwicklung ließen sich Veränderungen hinsichtlich der Lage, der Größe, der Form und schließlich des Baues der Corpora allata beobachten. Als Beispiel für die zumeist nur geringen Lageveränderungen habe ich bereits das Verhalten der Corpora allata von *Pieris brassicae* erwähnt. Von besonderer Wichtig-

keit sind die Veränderungen hinsichtlich der Größe. Für die meisten Formen, wie die Phasmatiden, die Termitiden, die Tenebrioniden, die Apiden und die Gymnoceraten kann eine mit der postembryonalen Entwicklung einhergehende Vergrößerung der Corpora allata festgestellt werden, sei es, daß dieselbe mit einer Zellvergrößerung (*Chalicodoma muraria* nach Bürger), sei es, daß sie mit einer Zellvermehrung (*Bacillus Rossii*) Hand in Hand geht. Diesem gegenüber findet eine mit der Entwicklung erfolgende absolute und relative Größenabnahme der Corpora allata bei den Hymenopteren (*Lasius spec.* und *Vespa germanica*) statt, während die Lepidopteren (*Pieris brassicae*), keinerlei Größenveränderungen während der Metamorphose erfahren. Zu den nur sehr geringen Formveränderungen kommen diejenigen des inneren Baues, wie sie in charakteristischer Weise bei *Tenebrio molitor* in die Erscheinung treten und dort bereits eingehend betrachtet wurden.

Die Frage nach der funktionellen Bedeutung der Corpora allata bzw. ihrer Homologa ist von den Autoren in verschiedener Weise beantwortet worden. Während ein Teil der späteren Forscher die Corpora allata, d. h. die von den älteren als zweites Paar des paarigen Teils des Schlundnervensystems aufgefaßten Gebilde, als durchaus rätselhafte Bildungen hinstellt (Meinert, Forel, Bürger, Berlese, Holmgren), vertritt eine zweite Gruppe, teils unbewußt, teils bewußt, wenn ich mich so ausdrücken darf, die Auffassung, daß es sich hier um Ganglien handelt (Hofer, Pawlowa, Packard, Bordas, Pierantoni, Pratt, Bugnion, Holste), eine dritte stellt die nervöse Natur der Corpora allata dagegen entschieden in Abrede (Heymons, Janet, de Sinéty), und eine Mittelstellung nimmt Police ein, welcher für bestimmte Formen eine nervöse, für andre eine drüsige Funktion dieser Organe glaubt annehmen zu müssen.

Die Auffassung von der nervösen Natur der Corpora allata kann heute nicht aufrecht erhalten werden. Schon die Entwicklungsgeschichte, welche Heymons lieferte, bereitet dieser Auffassung dadurch Schwierigkeiten, daß sie zu der Annahme zwingt, daß Ganglien ein und desselben Nervensystems an zwei grundverschiedenen Orten ihren Ursprung nehmen sollen. Als es später Heymons gelang, die Homologa der Corpora allata bei den Phasmatiden festzustellen, war wenigstens für diese Formen die Annahme einer nervösen Natur unmöglich geworden. Während daraufhin einige Autoren, wie Heymons selbst ihre Ansichten über die Corpora allata revidierten, wurde von andrer Seite, besonders von Pierantoni und Police ihre nervöse Natur energisch verfochten. Den Untersuchungen der letzteren haftet

jedoch insofern eine gewisse Einseitigkeit an, als sie sich nur auf die Orthopteren beschränkt haben, welche bekanntermaßen nur undeutliche, aber doch vorhandene Unterschiede gegenüber den Pharyngealganglien und damit überhaupt gegenüber nervösen Organen aufweisen.

Ich habe besonderen Wert darauf gelegt, die Frage nach ihrer nervösen Natur zu entscheiden, um so mehr, als ich selbst bei Einsicht in die Literatur der Ansicht zuneigte, daß es sich bei den Corpora allata möglicherweise um Ganglien handeln würde. Die Untersuchungen haben jedoch ein entgegengesetztes Resultat herbeigeführt. Die Gründe, welche gegen die Gangliennatur der Corpora allata sprechen, liegen einmal in ihrem besonderen Bau, das andre Mal in ihren Innervationsverhältnissen. Die Grundsubstanz ist als eine dunkel gefärbte, maschig granulierte Masse charakterisiert, in welcher keinerlei Bildungen zur Beobachtung kommen, die als Nervenfibrillen aufgefaßt werden könnten. Da, wo sie einen zelligen Aufbau besitzen und im Inneren zum Teil äußerst zahlreiche, scharf umschriebene Vacuolen vorhanden sind, kann nie die Vorstellung aufkommen, daß es sich hier um Ganglien handelt. Wenn es auch in einigen Fällen zur Ausbildung einer basalen oder peripheren Kernschicht kommt, so läßt sich doch bei der überwiegenden Mehrzahl keine Sonderung von kernführenden und kernfreien Bezirken konstatieren. Die Kerne selbst sind durch ihre Form, vor allem aber durch ihre auffallende Größe und ihren Bau, in Sonderheit ihren Chromatinreichtum von Ganglienzellen wohl unterschieden. Abgesehen von dem das Corpus allatum innervierenden Nervus Corporis allati lassen sich in keinem Falle irgend welche von ihm ausgehende Fäden, deren fibrilläre Struktur auch dann erst noch hätte nachgewiesen werden müssen, beobachten. Bei einigen Orthopteren selbst zieht offenbar nur ein dem Pharyngealganglion entspringender Nerv unmittelbar am Corpus allatum vorüber, welcher aber nicht aus seiner centralen Substanz hervorgeht.

Der Ansicht von Police, nach welcher die Corpora allata bei den Orthopteren verschiedener Funktion und Struktur sind, auf der einen Seite Drüsen, auf der andern Ganglien darstellen, wird man sich schwerlich anschließen können. Mir sind zurzeit noch keine Homologa zwischen drüsigen und nervösen Organen bekannt geworden. Die Gründe, welche Police einerseits in der symmetrischen Lage der Corpora allata bei *Epacromia thalassina* und *Periplaneta orientalis* und in der asymmetrischen von *Bacillus Rossii* und *Mantis religiosa*, und anderseits in dem Eintritt des Nerven in das Innere bei den ersteren

und in der peripheren Ausbreitung bei den letzteren sieht, können nicht mehr als stichhaltig betrachtet werden.

Wenn ich so ihre nervöse Natur entschieden in Abrede stellen muß, so glaube ich mich auf Grund meiner Beobachtungen zu der Annahme berechtigt, daß die Corpora allata drüsige Organe mit innerer Ausscheidung vorstellen.

Wenn Heymons darin, daß kein Ausführungsgang und keine Ausscheidungsprodukte in den Zellen der Corpora allata nachgewiesen werden können, einen Grund sieht, eine drüsige Funktion der in Rede stehenden Organe nicht annehmen zu dürfen, so kann derselbe insofern als hinfällig betrachtet werden, als das Vorhandensein eines Ausführungsganges durch die Annahme einer inneren Ausscheidung überflüssig wird und das Fehlen von Ausscheidungsprodukten möglicherweise durch die bei der Behandlung benutzten Konservierungs- und Fixierungsflüssigkeiten bedingt worden ist.

Nachdem es aber Police und mir gelungen ist, die wahre Natur der Corpora allata der Phasmatiden erkannt zu haben, kann wenigstens für diese Formen kein Zweifel über ihre drüsige Natur bestehen. Für die drüsige Funktion der übrigen Formen spricht die für die Corpora allata so charakteristische intensiv dunkle Färbung, die sich z. B. bei *Tipula gigantea* unter Anwendung von Heidenhains Eisenhämatoxylin in gleicher Weise darstellt, wie bei den ihnen benachbarten Speicheldrüsen. Von ausschlaggebender Bedeutung ist die Ausbildung der bei ihnen beobachteten und in mannigfacher Weise sich darstellenden Vacuolen, deren Übereinstimmung mit Drüsenvacuolen bei den Lepidopteren nachgewiesen werden konnte. Auch die Größe der Zellen, da, wo diese zur Ausbildung gekommen sind, vor allem aber die Größe der Kerne und ihr Chromatinreichtum machen die Annahme einer drüsigen Funktion dieser Organe wahrscheinlich, während anderseits nur durch diese Annahme den Schwierigkeiten bei der Homologisierung der Corpora allata der Phasmatiden mit denen der übrigen Formen entgangen wird. Von diesem Gesichtspunkte aus erscheint mir auch die Entwicklungsgeschichte der Corpora allata durchaus verständlich.

Beim Abschluß meiner Arbeit machte mich Herr Geheimrat Ehlers auf die Önocytenstudien der letzten Zeit aufmerksam, deren Ergebnisse für unsre Betrachtungen von Interesse sind. Diese Zellen sind von Verson und in jüngster Zeit von Stendell gleichfalls als Drüsen mit innerer Secretion angesprochen worden. Ohne mich auf Einzelheiten einzulassen, möchte ich das Gemeinsame der Önocyten und der Corpora allata hervorheben. Beide nehmen ihren Ursprung von Ecto-

derm und stimmen in ihrer Topographie insofern überein, als »die Zellen der ersten Generation« durch ihre Lage zu Tracheen charakterisiert sind, was ja auch für einen Teil der von mir untersuchten Corpora allata gilt. STENDELL hat nun in den Önocyten kleine Secrettröpfchen in Form von Vacuolen beobachtet und gefunden, daß dieselben zuerst in den nur wenig deutlich umrandeten Kernen auftreten, aus diesen in das Plasma übergehen, in dessen peripheren Partien sie zuletzt angetroffen werden. Die in den Vacuolen enthaltenen Substanzen sollen von hier aus an die Körperhöhle abgegeben werden. Diesen Zuständen secretorischer Tätigkeit stehen Ruhestadien gegenüber, während welcher keine Vacuolen in den Zellen angetroffen werden.

Diese Feststellungen sind geeignet, auf die von mir gemachten Beobachtungen an den Corpora allata ein neues Licht zu werfen. Sie geben die Möglichkeit an die Hand, die Verschiedenheiten im Bau der Corpora allata als verschiedene Ruhe- bzw. Tätigkeitszustände ein und desselben Organes zu deuten. Eine Entscheidung hierüber kann naturgemäß erst eine Untersuchung der Corpora allata eines Insektes in verschiedenen Lebenszuständen liefern.

Wenn ich in bezw. zwischen den Zellen der Corpora allata feine Spalträume beobachten konnte, die sich zwar durch die Konservierung gebildet haben, jedoch durch die besondere Struktur schon präformiert waren, so berichtet STENDELL in übereinstimmender Weise über Spalten zwischen dem Kern und dem Plasma, von welchen er sagt: »Es ist nicht sicher, ob es sich in dieser Spalte um eine Schrumpfungserscheinung handelt, oder ob der Secretdruck diese Wirkung ausüben kann. Da diese helle Zone so deutlich nur hier hervortritt, wird sie sicherlich, wenn auch ein Kunstprodukt, so doch durch die besondere Disposition der Zelle ermöglicht«. Ich muß mich darauf beschränken, auf diese Übereinstimmungen zwischen den Önocyten und den Corpora allata der Insekten hingewiesen zu haben.

Welche morphologische Bedeutung den Corpora allata zuzuerkennen ist, vermag ich vor der Hand nicht zu entscheiden. Während auf der einen Seite die bei der postembryonalen Entwicklung eintretende Größenabnahme der Corpora allata der Hymenopteren, sowie die auffallende Asymmetrie ihrer Form bei *Pyrrhocoris apterus* für einen rudimentären Charakter der in Rede stehenden Organe sprechen würden, läßt sich auf der andern die Ausbildung großer Zellen, sowie die bei zahlreichen Formen beobachtete Größenzunahme während der Metamorphose nur schwer mit dieser Vorstellung vereinigen.

Diesen Beobachtungen möchte ich in aller Kürze die Ergebnisse

meiner nur beiläufigen Untersuchungen hinsichtlich der Pharyngealganglien angliedern. In Übereinstimmung mit Police und entgegen den Anschauungen de Sinétys müssen diese Organe fernerhin als Ganglien in Anspruch genommen werden, wofür einmal die Ausbildung einer fibrillären Substanz, das andre Mal die Übereinstimmung ihrer Kerne mit denjenigen der Ganglien des unpaaren Schlundnervensystems und des Gehirns und schließlich ihre Innervierung der Corpora allata und andrer Organe spricht.

Wie ich in einzelnen Fällen ausführlicher dargetan habe, zeigen sie jedoch nicht unwesentliche Unterschiede gegenüber den übrigen Schlundganglien, die vor allem in ihrer unbestimmten Form zum Ausdruck kommen. Ich habe oft Gelegenheit gehabt, von einer kappenartigen Auflagerung der Pharyngealganglien auf das Corpus allatum zu sprechen, und darauf hingewiesen, daß Holste in treffender Weise diese Ganglien einem Nervenpolster verglichen hat. Auch die Verteilung von fibrillärer und ganglionärer Substanz ist keine so regelmäßige und deutlich ausgesprochene wie bei typischen Ganglien. Das eine Mal zeigen die Ganglienkerne des Pharyngealganglions eine gleichmäßige Verteilung innerhalb ihrer Fasermasse, das andere Mal kommt es zur Sonderung zwischen einer dichten, körnelig strukturierten Substanz, der Punktsubstanz, und einer zum Teil weitlumigen, faserigen Bildung, der Fasersubstanz, die beide, miteinander in Verbindung stehend, zum Teil durch eine Ganglienzellschicht getrennt sind, wie dies bei *Notonecta glauca* der Fall ist. Auf die Ausbildung zweier verschieden großer und gefärbter Ganglienzellen bzw. Kerne habe ich in den Einzeldarstellungen bei den Lepidopteren und Dipteren hingewiesen.

Bemerkenswert erscheint mir noch die bei mehreren Formen beobachtete Ausbildung einer von mir als mediane Brücke bezeichneten Partie, welche beide Hauptmassen der Pharyngealganglien miteinander und mit der Aorta in Beziehung setzt. Sie gewinnt dadurch eine besondere Bedeutung, daß sie bei *Notonecta glauca* fast unabhängig von der Hauptmasse des Ganglions durch einen eignen Nerven vom Gehirn aus versorgt wird, so daß hierdurch jederseits zwei Nerven zum Pharyngealganglion in Beziehung treten.

### Resultate.

1. Die Corpora allata finden sich bei allen Insekten.

2. Sie treten in paariger und unpaarer Ausbildung auf. Die ersteren stellen den primären, die zweiten den sekundären Zustand dar. Zwischen beiden finden sich Zwischenglieder.

3. Die Corpora allata sind hinsichtlich ihrer Lage durch ihre mittelbare oder unmittelbare Beziehung zu den Pharyngealganglien und der damit Hand in Hand gehenden benachbarten Lage zum Darmrohr und in zweiter Linie durch ihre Lagebeziehung zu trachealen Bestandteilen und zur Aorta charakterisiert. Sie finden sich im Kopf, im Hals und im vorderen Teile des Thorax. Ihre Asymmetrie der Lage fällt einmal mit derjenigen der Pharyngealganglien zusammen, das andre Mal stellt sie sich unabhängig von diesen ein.

4. Die Form der Corpora allata ist kugelig, ellipsoidisch oder oval. Bei Ausbildung eines Hilus kommt es zu einer asymmetrischen Formgestaltung.

5. Die Größe der Corpora allata ist eine beträchtliche, steht jedoch zumeist hinter der der Pharyngealganglien. Es lassen sich Alters- und individuelle Größenschwankungen beobachten.

6. Die mesodermale Umhüllung, die das Organ entweder allseitig oder bei unmittelbarer Berührung mit dem Pharyngealganglion nur zum Teil umgibt, stellt eine Fortsetzung des Perineuriums des Ganglions dar.

7. Die Corpora allata sind ausgezeichnet durch ihre intensive Färbbarkeit, durch die Ausbildung von Vacuolen und durch das Vorhandensein zahlreicher kleiner bzw. weniger sehr großer stets chromatinreicher Kerne. Bei einzelnen Formen kommt es zur Ausbildung von Zellen, während im allgemeinen eine mehr oder weniger gleichmäßige maschig granulierte Grundsubstanz die Organe zusammensetzt. Die Phasmatiden stehen durch die Ausbildung eines centralen Drüsenproduktes abseits von den übrigen Formen.

8. Die Corpora allata werden von seiten des Pharyngealganglions durch den Nervus Corporis allati innerviert. Anderweitige Verbindungen mit Nachbarorganen lassen sie nicht erkennen, sie können daher nicht als Innervationscentren aufgefaßt werden. Der Nervus Corporis allati zeigt entweder einen freien Verlauf oder setzt bei unmittelbarer Berührung zwischen Ganglion und Corpus allatum beide, selbst hüllenlos, in Verbindung, tritt einmal nur an den äußeren Umfang des Corpus allatum, während er das andre Mal in das Organ selbst eintritt und sich in ihm verästelt.

9. Die Corpora allata müssen als Drüsen mit innerer Secretion aufgefaßt werden, wofür ihre Entstehungsgeschichte, ihre Ausbildung bei den Phasmatiden, die dunkle Färbung ihrer Grundsubstanz, das Vorhandensein von Drüsenvacuolen und der Chromatinreichtum ihrer großen Kerne spricht.

Göttingen, im Juli 1912.

## Literaturverzeichnis.

Die mit einem * versehenen älteren Werke wurden selbst nicht benutzt.


1. E. Becker, Zum Bau des Postantennalorganes der Collembolen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIV. 1910.
2. Antonio Berlese, Monografia dei Myrientomata. «Redia» Giornale di Entomologia. Vol. VI. Firenze 1909.
3. Émile Blanchard, Du système nerveux des insects. Mémoire sur les Coleoptères. Ann. des Sc. nat. 3. Série. Tome V. Paris 1846.
4. L. Bordas, Contribution à l'étude du système nerveux sympathique susintestinal ou stomatogastrique des Orthoptères. Bull. Sci. de la France et de la Belgique. Tome XXXIII. Paris 1900.
5. Eduard Brandt, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Hymenopteren, Coleopteren, Lepidopteren und Dipteren. Horae soc. ent. Ross. Tome XV. 1879.
6. I. F. Brandt, Beobachtungen über die Systeme der Eingeweidenerven der Insekten. Isis. Leipzig 1831.
7. — Bemerkungen über die Mundmagen- oder Eingeweidenerven der Evertebraten. Mém. Acad. imp. des Sc. de St.-Pétersbourg. 1834.
8. I. F. Brandt und I. T. C. Ratzeburg, Medizinische Zoologie. Bd. II. Berlin 1833.
9. E. Bugnion, avec la collaboration de N. Popoff,, Le système nerveux et les organes sensoriels du Fulgore tacheté des Indes et de Ceylan. (Fulgora maculata.) Journ. f. Psychol. u. Neurol. Bd. XIII. Festschrift zu Forels 60. Geburtstag. Leipzig 1908.
10. Hermann Burmeister, Handbuch der Entomologie. Berlin 1832.
11. Justus Carrière, Die Entwicklung der Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.) im Ei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890.
12. Justus Carrière und O. Bürger, Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.) im Ei. Nova Acta Acad. Leopold.-Carol. Bd. LXIX. Halle 1898.
13. Jos. Th. Cattie, Beiträge zur Kenntnis der Chorda supraspinalis der Lepidoptera und des centralen, peripherischen und sympathischen Nervensystems der Raupen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV. 1881.
14. *Geo. v. Cuvier, Vorlesungen über vergleichende Anatomie. 2 Teile. Übersetzt von Meckel. Leipzig und Riga 1809—10.
15. Auguste Forel, Les Fourmis de la Suisse. Neue Denkschr. d. allg. Schweiz. Gesellsch. für d. gesamt. Naturwiss. Zürich 1874.
16. Veit Graber, Beiträge zur vergleichenden Embryologie der Insekten. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss. Bd. LVIII. Wien 1891.
17. Karl Heider, Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus L. I. Teil. Jena 1889.
18. Richard Heymons, Die Embryonalentwickelung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung. Jena 1895.

19. Richard Heymons, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII. 1897.
20. — Über die Organisation und Entwickelung von Bacillus rossii. Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1897.
21. — Über bläschenförmige Organe bei den Gespenstheuschrecken. Ein Beitrag zur Kenntnis des Eingeweidenervensystems bei den Insekten. Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1899.
22. Bruno Hofer, Untersuchungen über den Bau der Speicheldrüsen und des dazu gehörenden Nervenapparates von Blatta. Nova Acta Acad. Leopold.-Carol. Bd. LI. Halle 1887.
23. R. W. Hoffmann, Über die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge und über das Kopfnervensystem von Tomocerus plumbeus L. III. Beitrag zur Kenntnis der Collembolen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXIX. 1908.
24. N. Holmgren, Zur Morphologie des Insektenkopfes. I. Zum metameren Aufbau des Kopfes der Chironomuslarve. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVI. 1904.
25. — Monographische Bearbeitung einer schalentragenden Mycetophilidenlarve (Mycetophila ancyliformans n. sp.). Zeitschrift f. wiss. Zoologie. Bd. LXXXVIII. 1907.
26. — Termitenstudien. 1. Anatomische Untersuchungen. K. Svenska Vetenskaps-Academiens Handlingar. Bd. XLIV. 1909.
27. Georg Holste, Das Nervensystem von Dytiscus marginalis. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. Zeitschr. f. wiss Zool. Bd. XCVI. 1910.
28. Charles Janet, Études sur les Fourmis. Note 4. Pelodera des glandes pharyngiennes de la Formica rufa. Mém. Soc. Zool. de France. Tome VII. Paris 1894.
Stand mir nur im Auszug zur Verfügung in:
28a. — Notice sur les travaux scientifiques de M. Charles Janet. Lille 1902.
29. — Sur les Nerfs céphaliques, les Corpora allata et le Tentorium de la Fourmi (Myrmica rubra L.). Mém. Soc. Zool. de France. Tome XII. Paris 1899.
30. — Anatomie de la Tête du Lasius niger. Limoges 1905.
31. C. N. Jonescu, Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XLV. 1909.
32. Max Koestler, Über das Eingeweidenervensystem von Periplaneta orientalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX. 1883.
33. E. Korschelt und K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spez. Teil. Jena 1890.
34. Franz Leydig, Vom Bau des tierischen Körpers. Handbuch der vergleichenden Anatomie. Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864.
35. *Pierre Lyonet, Traité anatomique de la Chenille, qui ronge le bois de saule. La Haye 1762.
36. *Joh. Friedr. Meckel, Beiträge zur vergleichenden Anatomie. Bd. II. Leipzig 1808.
37. Fr. Meinert, Bidrag til de danske Myrers Naturhistorie. Det kong. danske Videnskab Selskabs Skrifter. R. 5. Bd. V. Kjöbenhavn 1861.

38. L. C. Miall and Alfred Denny, The structure and life-history of the Cockroach (Periplaneta orientalis). London, Leeds 1886.
39. L. C. Miall and A. R. Hammond, The structure and life-history of the Harlequin Fly (Chironomus). Oxford 1900.
40. H. Michels, Beschreibung des Nervensystems von Oryctes nasicornis im Larven-, Puppen- und Käferzustande. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIV. 1880.
41. Johannes Müller, Über ein eigentümliches, dem Nervus sympathicus analoges Nervensystem der Eingeweide bei den Insekten. Nova Acta Acad. Leopold.-Carol. Bd. XIV. Bonn 1828.
42. George Newport, On the Nervous system of the Sphinx ligustri L. and on the changes, which it undergoes during a part of the Metamorphoses of the Insect.
42a. — (Part 2) during the latter stages of its Pupa and its Imago state; and on the Means by which its Development is effectet. Phil. Trans. of the Royal Soc. London. 1832 and 1834.
43. E. T. Newton, On the Brain of the Cockroach, Blatta orientalis. Quart. Journ. of Microsc. Science. Vol. XIX. London 1879.
44. Alpheus S. Packard, A Text-Book of Entomology. New-York 1898.
45. Maria Ywan Pawlowa, Beiträge zur Kenntnis des Circulationsapparates und des sympathischen Nervensystems der Insekten, besonders der Orthopteren (russisch). Arbeit aus dem Laboratorium d. zool. Cabinets d. Universität Warschau. 1895.
War mir nur zugängig in der Historique von 29. Charles Janet, und 52. R. de Sinéty, sowie in:
45a. — Über ampullenartige Blutcirculationsapparate im Kopfe verschiedener Orthopteren.
45b. — Zum Bau des Eingeweidenervensystems der Insekten. Zool. Anzeiger. 18. Jahrg. Leipzig 1895.
46. Umberto Pierantoni, Contribuzione allo studio del sistema nervoso stomato-gastrico degli ortotteri saltatori. Atti della R. Accad. d. scienze fis. et matem. di Napoli. 1901.
47. — Nuovo contributo alla conoscenza del sistema nervoso stomato-gastrico degli ortotteri. Boll. della Soc. di Naturalisti in Napoli. Ser. I. Vol. XV. Napoli 1902.
48. Gesualdo Police, Sulla discussa natura di alcune parti del sistema nervoso viscerale degl' Insetti. Ricerche ed osservazione critiche. Archivio zoologico. Vol. IV. Napoli 1910.
49. S. H. Pratt, The Embryonic History of Imaginal Discs in Melophagus ovinus L., together with an Account of the Earlier Stages in the Development of the Insect. Proceedings of the Boston Soc. of Natural History. Boston 1901.
50. *Marcel de Serres, Observations sur les diverses parties du tube intestinal des Insectes. Ann. du musée d'histoire naturelle. Tome XX. Paris 1813.
51. R. de Sinéty, Remarques sur le système nerveux viscéral, le vaisseau dorsal et les organes génitaux des Phasmidae. Bull. de la Soc. Entomol. de France. Paris 1899.

52. R. de Sinéty, Recherches sur la Biologie et l'Anatomie des Phasmes. La Cellule. Tome XIX. 1901.
53. Albert Sommer, Über Macrotoma plumbea. Beiträge zur Anatomie der Poduriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI. 1884.
54. Walter Stendell, Beiträge zur Kenntnis der Önocyten von Ephestia kuehniella Zeller. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CII. 1912.
55. Hercule Straus-Durkheim, Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés. Paris 1828.
56. *Joh. Swammerdam, Biblia naturae. Aus dem Holländ. (1737) übersetzt. Leipzig 1752.
57. *Gtfr. Rhld. und Ldlph. Chst. Treviranus, Vermischte Schriften, anat. u. physiolog. Inhalts. Bd. III. Untersuchungen über den Bau und die Funktionen des Gehirns, der Nerven und der Sinneswerkzeuge in den versch. Klassen u. Familien des Tierreichs. Göttingen 1820.
58. H. Viallanes, Sur quelques points de l'histoire du développement embryonaire de la Mante religieuse (Mantis religiosa). Ann. des Sc. nat. Zool. Tome XI. Paris 1891.
59. — Etudes histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. Ann. des Sc. nat. Zool. Tome XIV. Paris 1893.
60. Wm. M. Wheeler, A Contribution to insect embryologie. Journal of Morphology. Vol. VIII. Boston 1893.

## Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Abbildungen, mit Ausnahme der Fig. 14, 18—20 und 35, sind Mikrophotographien.

Allgemein geltende Bezeichnungen:

*ab*, aboral;
*Ao*, Aorta;
*Aow*, Aortenwandung;
*Au*, Auge;
*Br.ph*, Brückenteil des Pharyngealganglions;
*C.a*, Corpus allatum;
*c.A.P*, concentrische Anordnung des Plasmas um den Kern;
*Cb*, Centralbildung;
*Con*, Connectiv der Bauchganglienkette;
*cp.Z*, centrale plasmatische Zone, mit radiärer Anordnung ihrer Elemente;
*cv.P*, centrales vacuolisiertes Plasma, einen ausgezackten Rand bildend;
*D*, Darm;
*d*, dorsal;
*dis*, distal;
*Do*, dornartiger Fortsatz;
*Drp*, Drüsenprodukt;
*Dvm*, dorsoventrale Muskulatur, im besonderen dorsoventral an der hinteren Gehirnwand verlaufende Muskeln;
*E*, Eintrittsstelle des Nervus Corporis allati ins Corpus allatum.;
*E.N.ph*, Eintrittsstelle des Nervus pharyngealis ins Ganglion pharyngeale;
*F*, Fettkörper;
*G.oc*, Ganglion occipitale;

*G.ph*, Ganglion pharyngeale;
*Gr*, Grenze zwischen Kopf und Thorax;
*gr.Kö*, große Körner in der Centralbildung;
*Gr.ph*, Grenze des Pharyngealganglions gegen das Corpus allatum;
*H.C.a*, Hülle des Corpus allatum;
*Hl*, maschige Hohlräume im Corpus allatum;
*K*, Kerne des Corpus allatum;
*K.H*, Kerne der Hülle des Corpus allatum;
*K.Tr*, Tracheenkerne im Corpus allatum;
*Kt*, Kernteilungsstadium;
*kl.Nk*, kleine Nervenkerne im Corpus allatum;
*La*, lappenartige Fortsetzung;
*M*, Muskel;
*m*, median;
*N.C.a*, Nervus Corporis allati;
*N.ph*, Nervus pharyngealis;
*N.rec*, Nervus recurrens;
*o*, oral;
*Osgl*, Oberschlundganglion = Gehirn;
*p.Ks*, periphere Kernschicht;
*p.Sch*, peripherer Schichtkomplex;
*Ps*, Pericardialsinus;
*Sc*, Schlundcommissur;
*Spd*, Speicheldrüse;
*Spd.G*, Speicheldrüsengang;
*Sp*, Spalte zwischen dem Corpus allatum u. Ganglion pharyngeale;
*Svk*, Sammelvacuole;
*Tent*, Tentorium;
*Thgl*, erstes Thoracalganglion;
*Tr*, Trachee;
*Tr.C.a*, Trachee im Corpus allatum;
*Tr.G*, Tracheenast, das Gehirn versorgend;
*Tr.H*, Tracheenhauptstamm vor der Gabelung in:
*Tr.I*, medianer Tracheenast, an der hinteren Gehirnwand emporsteigend;
*Tr.II*, lateraler Tracheenast;
*Ur.N.ph*, Ursprungsstelle des Nervus pharyngealis am Gehirn;
*Usgl*, Unterschlundganglion;
*Vk*, Vacuolen in der Grundsubstanz des Corpus allatum;
*Wb*, kernfreier, maschiger Raum des Corpus allatum, einen Wirbel bildend;
*Zgr*, Zellgrenzen im Corpus allatum;

## Tafel VIII.

Fig. 1. *Forficula auricularia.* Häutungsstadium. Medianschnitt durch das hintere Kopfbereich. Boraxcarmin-Anilinblau. $7^1/_2\ \mu$. Vergr. 78.

Fig. 2. *Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica.* Horizontalschnitt durch das Gehirn und die hinter ihm gelegene Partie des Kopfes. Nur das Corpus allatum der rechten Seite ist getroffen; die hellen Stellen in ihm sind durch die Konservierung entstanden. Hämatoxylin-Pikrinsäure. $7^1/_2\ \mu$. Vergr. 78.

Fig. 3. *Bacillus Rossii.* Älteres Tier. Horizontalschnitt durch beide Corpora allata. Die Aufnahme ist nur auf das rechtsseitige eingestellt. Boraxcarmin-Blochmannsche Lösung. $5\ \mu$. Vergr. etwa 380.

Fig. 4. *Dixippus morosus.* Transversalschnitt durch die Corpora allata und ihre nähere Umgebung. Das Corpus allatum der linken Seite ist eben angeschnitten. Resorcinfuchsin-Lithioncarmin-Pikrinsäure. $7\ \mu$. Vergr. etwa 380.

Fig. 5. *Dixippus morosus.* Embryo. Horizontalschnitt durch die Corpora allata. Hämatoxylin-Pikrinsäure. $5\ \mu$. Vergr. etwa 540.

Fig. 6. *Stenobothrus* spec. Transversalschnitt durch den Kopf im Bereich der Schlundcommissuren. Das Corpus allatum der rechten Seite ist nur wenig getroffen. Hämatoxylin-Eosin-Pikrinsäure.. $7^1/_2\ \mu$. Vergr. 78.

## Tafel IX.

Fig. 7. *Rhagonycha melanura.* Horizontalschnitt durch den hinteren Kopf- und vorderen Thoraxbereich. Die Nervi pharyngeales sind an ihrer Austrittsstelle aus dem Gehirn getroffen, das letztere selbst nicht mehr. HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin. $7^1/_2\ \mu$. Vergr. 110.

Fig. 8. *Tenebrio molitor.* Imago. Paramedianschnitt durch die Kopfpartie hinter dem Gehirn. Hämatoxylin-Eosin. $5\ \mu$. Vergr. 115.

Fig. 9. *Tenebrio molitor.* Gleiches Objekt wie in Fig. 8. Paramedianschnitt durch ein Corpus allatum. Vergr. etwa 540.

Fig. 10. *Tenebrio molitor.* Puppe. (Histolytischer Zustand.) Transversalschnitt durch die hintere Kopfpartie. Hämatoxylin-Eosin. $15\ \mu$. Vergr. 115.

Fig. 11. *Tenebrio molitor.* Larve. Transversalschnitt durch den hinteren Kopfbereich. Das Corpus allatum der linken Seite ist nicht getroffen. Hämatoxylin-Eosin. $10\ \mu$. Vergr. etwa 155.

Fig. 12. *Agelastica alni.* Imago. Transversalschnitt durch den hinteren Kopfbereich. Boraxcarmin-BLOCHMANNsche Lösung. $7\ \mu$. Vergr. 115.

## Tafel X.

Fig. 13. *Agelastica alni.* Larve. Paramedianschnitt durch den Übergangsbereich von Kopf und Thorax. Hämatoxylin-Eosin-Pikrinsäure. $7^1/_2\ \mu$. Vergr. 155.

Fig. 14. *Lasius flavus.* Imago. Medianschnitt durch ein Corpus allatum. Zeichnung mit Hilfe des ABBÉschen Zeichenapparates hergestellt. Boraxcarmin-BLOCHMANNsche Lösung. $7^1/_2\ \mu$. Vergr. 1100.

Fig. 15. *Chalicodoma muraria.* Horizontalschnitt durch ein Corpus allatum. Der dunkle Fleck oralwärts liegt über dem Präparat. Hämatoxylin-Eosin-Pikrinsäure. $7^1/_2\ \mu$. Vergr. etwa 540.

Fig. 16. *Bombus* spec. Transversalschnitt durch ein Corpus allatum und seine nähere Umgebung. Die Spalten im Corpus allatum sind durch Konservierung entstanden. Hämatoxylin-Eosin-Pikrinsäure. $7^1/_2\ \mu$. Vergr. etwa 380.

Fig. 17. *Apis mellifica.* Horizontalschnitt durch den hinteren Kopfbereich. Das linksseitige Corpus allatum und das rechtsseitige Pharyngealganglion sind getroffen. Boraxcarmin-Anilinblau. $7^1/_2\ \mu$. Vergr. 115.

Fig. 18. *Pyrrhocoris apterus.* Das Corpus allatum eines älteren Tieres. Freihandzeichnung nach einer plastischen Rekonstruktion mit Hilfe der Plattenmodelliermethode. Ansicht der lateral gerichteten Partie. Die punktierte Linie stellt das Darmrohr dar. Vergr. 160.

Fig. 19. Desgleichen. Ansicht der oralen Partie des Corpus allatum.

Fig. 20. Desgleichen. Ansicht der medianen, dem Darm zugewandten Partie des Corpus allatum.

Fig. 21. *Pyrrhocoris apterus.* Median- bezw. Paramedianschnitt durch das Corpus allatum eines älteren Tieres. Hämatoxylin-Eosin-Pikrinsäure. $7^1/_2\ \mu$. Vergr. 285.

## Tafel XI.

Fig. 22. *Pyrrhocoris apterus.* Jüngeres Tier. Transversalschnitt durch den Übergangsbereich von Kopf und Thorax. Hämatoxylin-Eosin-Pikrinsäure. $7^1/_2\ \mu$. Vergr. 115.

Fig. 23. *Pyrrhocoris apterus.* Tier mittlerer Größe. Horizontalschnitt durch das Corpus allatum und die Pharyngealganglien. Boraxcarmin-Blochmannsche Lösung. $7^1/_2\,\mu$. Vergr. 415.

Fig. 24. *Gerris (Hydrometra) lacustris.* Horizontalschnitt durch die hintere Kopfpartie. *Aor.* bezeichnet hier die untere Aortenwandung. Hämatoxylin-Eosin-Pikrinsäure. $7^1/_2\,\mu$. Vergr. 115.

Fig. 25. *Gerris (Hydrometra) lacustris.* Transversalschnitt durch das Corpus allatum und seine nähere Umgebung. Das unmittelbar unter dem Darm gelegene Unterschlundganglion ist hier ausgefallen. Boraxcarmin-Blochmannsche Lösung. $7^1/_2\,\mu$. Vergr. etwa 155.

Fig. 26. *Nepa cinerea.* Paramedianschnitt durch die hintere Kopf- und vordere Thoraxpartie. Hämatoxylin-Eosin-Pikrinsäure. $7^1/_2\,\mu$. Vergr. 78.

Fig. 27. *Notonecta glauca.* Transversalschnitt durch die Umgebung der Corpora allata. Die Schnittrichtung liegt zwischen der Horizontal- und Transversalebene. Heidenhains Eisenhämatoxylin. $7^1/_2\,\mu$. Vergr. etwa 155.

## Tafel XII.

Fig. 28. *Typhlocyba* spec. Horizontalschnitt durch das Corpus allatum und seine nähere Umgebung. Auf der linken Seite ist die Speicheldrüse ausgefallen. Hämatoxylin-Eosin-Pikrinsäure. $7^1/_2\,\mu$. Vergr. 115.

Fig. 29. *Typhlocyba* spec. Mißbildung. Median- bzw. Paramedianschnitt durch die ventrale Kopf- und Thoraxpartie. Hämatoxylin-Eosin-Pikrinsäure. $7^1/_2\,\mu$. Vergr. 115.

Fig. 30. *Aphis* spec. Horizontalschnitt durch den Kopf und Thorax. Der Kopf ist zum Thorax ein wenig gedreht, daher ist das Gehirn der rechten Seite nur eben angeschnitten. Das Darmrohr erstreckt sich nach vorn bis zu den Speicheldrüsen. Seine Fortsetzung stellt die Aorta dar. Boraxcarmin-Anilinblau. $7^1/_2\,\mu$. Vergr. etwa 155.

Fig. 31. *Zygaena filipendulae.* Transversalschnitt durch die beiden Corpora allata. Auf der linken Seite ist die eingesenkte Hülle flächenhaft getroffen. Hämatoxylin-Eosin-Pikrinsäure. $7^1/_2\,\mu$. Vergr. etwa 380.

Fig. 32. *Vanessa Antiopa.* Transversalschnitt durch ein Corpus allatum. Die Spalten sind durch Konservierung entstanden. Hämatoxylin-Eosin-Pikrinsäure. $5-10\,\mu$. Vergr. etwa 380.

Fig. 33. *Tipula gigantea.* Transversalschnitt durch ein Corpus allatum und Pharyngealganglion. Heidenhains-Eisenhämatoxylin. $7^1/_2\,\mu$. Vergr. etwa 380.

Fig. 34. *Tomocerus plumbeus.* Median- bzw. Paramedianschnitt durch Gehirn und Corpus allatum. Hämatoxylin-Eosin-Pikrinsäure. $7^1/_2\,\mu$. Vergr. etwa 290.

Fig. 35. *Tomocerus plumbeus.* Transversalschnitt durch das Corpus allatum. Zeichnung mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates hergestellt. Heidenhains Eisenhämatoxylin. $7\,\mu$. Vergr. etwa 540.

# Über die Brunstfeige (Brunstdrüse) der Gemse.

Von

Dr. **Friedrich Schick,**

Gemeindetierarzt in Reichenau N.-Ö.

(Histologisches und Embryologisches Institut der Tierärztl. Hochschule in Wien.)

Mit 12 Figuren im Text und Tafel XIII.

In Jägerkreisen ist es bekannt, daß sich hinter dem Gehörne der Gemse, *Capella rupicapra*, ein Gebilde befindet, welches mit dem Namen Brunstfeige, Brunstdrüse, Brunstballen, Brunstknopf, Brunstrose bezeichnet wird. Die Jäger wissen, daß dieses Gebilde zur Zeit des erhöhten Geschlechtstriebes (Brunst) größer wird und einen eigentümlich unangenehmen Geruch verbreitet. Es fiel mir aber auf, daß sogar äußerst praktische, in ihrem Berufe sehr tüchtige Männer, dieses Gebilde nur nach dem Tastsinne kennen. Als ich das erste Mal die Brunstfeige von den Haaren befreite, erinnere ich mich an die erstaunten Gesichter der anwesenden Forstorgane und an ihre Äußerungen, die alle dahin lauteten, die Brunstfeige nach Entfernung der Haare noch nie gesehen zu haben.

Die älteste Beschreibung der Brunstfeige rührt von Hessling (4) her. «Der widerliche, teer- oder bocksartige Geruch der Gemsen zur Zeit ihrer Brunst (anfangs November) ist den Gebirgsschützen längst bekannt. Sie schreiben ihn einer fettigen, klebrigen, gelbbraunen Schmiere zu, welche aus den beiden angeschwollenen, hinter den «Krikeln» gelegenen Hautfalten kommen soll und entfernen diese wegen der raschen Verteilung des penetranten Riechstoffes sogleich nach der Erlegung des Tieres, um das schmackhafte Fleisch dadurch der Gourmandise zu erhalten.» «Auch die Kenntnis dieser Öffnungen in der 'Decke' am Kopfe,» berichtet Hessling weiter, «ist uralt. Schon die Pythagoraeer Alkmaeon (600 nach Chr.) und Empedokles (400 n. Chr.), ferner Archelaus, Aelianus Sophista erzählen, daß Ziegen mit den Ohren, nicht mit den Nasenlöchern atmen (auribus, non naribus spirare). Genauer und bestimmter schildert jene zuerst Oppianus:

*Αἰγάγροις δέτις ἔστι δι αὐτῶν αὐλὸς ὀδόντων*
*Λεπταλέης πνοιῆς κεράων μέσον, ἔνθεν ἔπειτα*
*Λύτην εἰς κραδίην, καὶ πνεύμονας εὐθὺς ἱκάνει.*
*Εἰ δέτις αἰγάγρου κηρὸν κέρασιν περιχέυοι*
*Σωῆς ἐξέκλεισεν ὁδοὺς, πνοιῆς τε διαύλους.*

Diese Deutung als Respirationsorgan erhielt sich lange, sowohl in den damaligen zoologischen Anschauungen, als in der praktischen Jägerei. In letzterer ist vor nicht so geraumer Zeit erst der Wahn gefallen, daß der Pfiff der flüchtigen Gemse von diesen Luftlöchern herrühre. Andre Forscher bemühten sich zu ergründen, warum es eines doppelten Atemweges der «Ohren» und Nasenlöcher bedürfe. Spätere Beobachter erkannten allerdings, daß eine Kommunikation dieser Öffnungen mit den Lungen nicht existiere, suchten aber den weiteren anatomischen Verhältnissen nicht nach, deshalb findet man auch in den heutigen zoologischen Handbüchern eine ungenaue, zum Teile falsche Beschreibung davon.» Hessling selbst fand folgendes: «Unmittelbar hinter den Krikeln und 1,5—2″ von den äußeren Ohren entfernt, hat die Haut der Gemse zwei seichte, schmale, ausgebuchtete Vertiefungen oder Furchen. Sie liegen jederseits von innen quer nach außen und sind von langen, brüchigen Deckhaaren so versteckt, daß sie nur nach dem Zurückstreifen dieser erkennbar werden; darin ist der Grund zu finden, warum sie manchen Jägern und Naturforschern, wie Perrault, Buffon und selbst dem gründlichen Daubenton unbekannt blieben. Anders gestalten sich die Verhältnisse zur Brunstzeit. Die Ränder jeder dieser beiden Furchen, d. h. Hautfalten schwellen bedeutend an, treten als pralle Wülste aus den Haaren hervor und rücken sich gegenseitig näher. Die zwischen ihnen befindlichen Einschnitte oder Vertiefungen erhalten dadurch die Gestalt zweier an- und ineinander liegender Hälften eines römischen S, von welchen die hinten gelegenen in blinde, schlauchartige Einstülpungen sich ausziehen, die vorderen mehr oder weniger oberflächlich bleiben, oft auch ganz fehlen, so daß nur eine ovale oder spiralförmige Falte um einen gleichfalls vorgetriebenen Hautteil mit dem nach hinten gelegenen Eingange in die Einstülpung zu sehen ist. Diese abwechselnden Erhebungen und Senkungen der Hautoberfläche geben den Bildungen eine annähernde Ähnlichkeit mit der inwendigen Fläche des äußeren Ohres und mögen vielleicht die Alten bewogen haben hier von Ohren zu reden. Die äußere Haut ist mit wenigen zarten, weit auseinanderstehenden, kurzen Härchen besetzt, daher das körnige Aussehen ihrer Oberfläche; sie ist verschieden gefärbt, von graurötlichem (besonders im Grunde der Einstülpung) bis ins Dunkelbraune, schwärzliche (an den freien Wülsten) je nach der Quantität des darunter abgelagerten Farbstoffes und von einer öligen, zähen, übelriechenden Schmiere durchtränkt. Ob letztere zu einem wirklich abfließenden Secrete wird, wie Jäger versichern, weiß ich aus eigner Erfahrung nicht. Besondere Ausführungsgänge sind nirgends zu beobachten.»

«Betrachtet man, »schreibt Hessling weiter, «nach zurückgeschlagener Kopfhaut ihre, der Brunstfeige genau entsprechende untere Fläche, so erkennt man zwei graurote, dicht aneinander stoßende 11 – 14‴ breite, 12—15‴ lange, 2—4,5‴ dicke drüsenförmige Körper, welche von einer Bindegewebskapsel eingeschlossen werden und in besonderen Gruben der Scheitelbeine liegen. Bei näherer Untersuchung ergibt sich, daß sie nichts anderes sind, als die nach innen zu beiden Seiten eingestülpte, in ihrem Grunde am stärksten angeschwollene äußere Haut, welche vom Unterhautzellgewebe in ihrer Lage nach hinten und außen erhalten wird. Deutlicher erscheint das angegebene Verhältnis, besonders die Einstülpung, nach einem Durchschnitte der betreffenden Teile. Die Oberfläche dieser beiden in ihrem Grunde durchschnittenen Hauteinstülpungen, welche, nach Gené, eine aus dünnen, vielfach verschlungenen, blutüberfüllten Gefäßen bestehende Drüse einschließen sollen, erscheint alsdann graurötlich bis orangegelb und acinös. Schon

dem äußeren Ansehen nach besteht sie aus polyedrischen, aneinandergelagerten, fächerartig gestellten, durch Bindegewebe vereinigten, rötlichen Läppchen, welche in ihrem Innern gelblich weiße Körperchen in verschiedener Anzahl (acht bis zwölf) und zwischen sich die sparsamen Härchen enthalten. Bei stark brünstigen Tieren sickert aus der Schnittfläche bisweilen Fett in einzelnen Tröpfchen aus. Geht die angeschwollene Haut in ihren normalen Durchmesser über, so nehmen die Läppchen allmählich an Größe ab und verschwinden endlich dem freien Auge. Unentschieden ist auch, ob diese Löcher beiden Geschlechtern oder nur dem Bocke allein eigentümlich sind. Gené behauptet ersteres und die von mir befragten Gemsschützen letzteres; mir kamen nur Böcke zur Untersuchung. Immerhin hat aber v. Tschudi Unrecht, wenn er sie nur den Gaisen zuschreibt.»

Hessling geht nun zur histologischen Untersuchung über und beschreibt zunächst den «Bau der Gemsdecke» im allgemeinen. Mit dem Doppelmesser führt er Schnitte aus, welche bei festgefrorener Haut besonders gut gelangen. Dann entwirft er ein histologisches Bild der Brunstfeige.

«Schon an der Übergangsstelle», behauptet Hessling, «nimmt die Größe der Talgdrüsen zu, bis sie in ihr selbst eine Länge von 1.5‴, eine Breite von 0,2‴ erreichen. Mit dieser Volumsveränderung ändert sich auch die Form. Die einfach schlauchartige wird zur zusammengesetzten traubenförmigen. Jede einzelne Drüse besteht aus einer Zahl polygonaler Läppchen, welche in ihrem Innern wieder in mehrere kleinere Abteilungen zerfallen. Ihre Hülle ist dicker geworden, die in ihr befindlichen zugespitzten Bindegewebskörperchen haben sich bedeutend vermehrt. Der Inhalt besteht aus einem Blastem, welches erst durch sein körniges Gerinnen nach Zusatz von Essigsäure erkennbar wird und aus Zellen. Neben dieser periodischen Drüsenentwicklung geht auch die vermehrte Absonderung ihres Secretes, welchem der penetrante Riechstoff inhaeriert, in der Art einher, daß es nach dem Bersten der Zellen innerhalb verschieden großer Löcher mit angefressenen, zackigen Rändern, welche im Centrum der Läppchen einbrechend, tropfenweise sich ansammelt. Wie die Drüsen nehmen auch die Ausführungsgänge an Größe und Menge proportional zu. Sie treten mit geschlängeltem Verlaufe von den einzelnen Läppchen gegen die Haarbälge zusammen und vereinigen sich unter spitzen Winkeln beiderseits zu einem oder zwei Hauptausführungsgängen, welche ungefähr in deren Hälfte bis erstem Drittel neben oder hintereinander einmünden. Auch sie strotzen teils von runden, prallen, mit Fettkörnchen angefüllten Zellen, teils vom freiem Fette; ja letzteres dringt oft in verschiedener Ablagerung bis in die Haarbälge zwischen Haarschaft und seine Scheiden vor. Äußerlich werden diese veränderten Talgdrüsen von Faserzügen des Bindegewebes in circulärer, wie durchkreuzender Richtung aufs innigste umsponnen. Zur Zeit der höchsten Turgeszenz drängen die einzelnen Läppchen, durch die Raumverhältnisse genötigt, das Gewebe der Lederhaut so auseinander, daß sie nach oben bis unter das Malpighische Netz, nach unten bis in das Unterhautbindegewebe reichen und die einzelnen Haarbälge auf allen Seiten von diesen schwellenden Fettdepots eingehüllt sind. Die gleichfalls vergrößerten Gefäße bilden besonders um den Grund der Haarbälge starke Netze, von welchen ansehnliche Capillaren innerhalb der Bindegewebsbündel in die Zwischenräume der Drüsenlappen gesendet werden. Nicht selten trifft man im Innern der Drüsen eingekapselte, in der Dotterfurchung begriffene 0,02—0,03‴ große Eier von Parasiten (Milben?) an.» Hessling zitiert die bis zum Jahre 1853 vorliegende sehr spärliche Literatur von Aristoteles beginnend.

Graffs (3) Mitteilungen lauten: «Ich kam zufällig in den Besitz eines Stückes Kopfhaut eines brünstig gewesenen Gemsbockes und habe keine Kenntnis, ob die Brunstfeige bei beiden Geschlechtern vorkommt; darüber läßt sich nichts Bestimmtes sagen, weil die Ansichten darüber verschieden sind.» Er könne, meint Graff, «zur Erledigung der vorwürfigen Frage nichts beitragen und müsse sich damit begnügen, was Hessling sagt». Einer Ansicht Hesslings könne sich jedoch Graff nicht anschließen, nämlich daß die Geschwulst, welche sich zur Brunstzeit hinter den Krikeln bildet, nur aus mächtig entwickelten acinösen Drüsen bestehe. Die Acini sind, nach Graff, länglich rundlich oder polyedrisch. Die Zellen, welche die einzelnen Acini vollständig füllen, sind von echt epithelialem Charakter, sehr klein und mit granulierten Kernen versehen. Da die Acini vollständig mit Zellen überfüllt sind, so ist weder das Lumen, noch die Epithelialschichte zu erkennen und deren Lage zu bestimmen. Die Ausführungsgänge der einzelnen Acini münden im Bereiche der Drüsenmasse in einem gemeinschaftlichen Ausführungsgange. Letztere vereinigen sich dichotomisch mit dem Ausführungsgange der nebenanliegenden Drüse und bilden einen mächtigen, auf die Oberfläche mündenden Ausführungsgang. Aus dem Gesagten sei schon ersichtlich, behauptet Graff weiter, daß die Drüsen keine erweiterten Haarbalgdrüsen sein können, denn sie tragen den bekannten Charakter der isolierten acinösen Drüsen und da in der nächsten Nähe der drüsigen Gewebe keine Haare vorhanden sind, so müßte man — hielte man sie trotzdem für erweiterte Haarbalgdrüsen — den nach außen mündenden breiten Ausführungsgang für den Haarbalg halten, aus welchem das Haar ausgefallen war. Dies ist jedoch nicht der Fall, da sonst die Ausführungsgänge in den Haarbalg einmünden müßten und der unterste Teil des Haarbalges, in welchem die Haarzwiebel liegen, noch im Corium befindlich sein würde. Da die Hautstelle erst dann, wenn die Brunst eintritt, anschwillt und mächtig wird, so sieht sich Graff genötigt zu erklären, daß man es hier wahrscheinlich mit einer periodischen Vergrößerung der isolierten acinösen Drüsen zu tun habe, die durch vermehrten Blutconflux herbeigeführt wird. Auch könnte Neubildung von Drüsengewebe oder Hypertrophie (für letztere spricht die Überfüllung der Lumina) der Acini mit Zellen im Spiele sein.» Graff ist auch bezüglich der Angabe Hesslings, daß die Brunstdrüsen fettiges Secret liefern, einer andern Meinung; denn abgesehen davon, daß das Epithel demjenigen der übrigen Schleimdrüsen (unregelmäßige polyedrische Form mit granulierten Kernen) gleich ist und für den schleimigen Charakter des Secrets spricht, kann auch schon eine oberflächliche Untersuchung der Brunstdrüse durch das Betasten mit den Fingerspitzen eine solche Überzeugung schaffen. Das Secret der Talgdrüsen macht die Fingerspitzen klebrig, das der Schleimdrüsen schlüpfrig. Letzteres ist bei dem Secrete der Brunstdrüse der Fall.

In fast allen Werken der Jagdliteratur wird der Brunstfeige nur kurz Erwähnung getan. Keller (5) berichtet: «Wenn wir den Kopf einer Gemse genau untersuchen, gewahren wir hinter den Krickeln eine muschelartige Vertiefung, in welche eine ziemlich große, fast schwammig anzufühlende Drüse eingebettet ist. Dieselbe findet sich bei beiden Geschlechtern. Beim Bocke schwillt dieselbe während der Brunstzeit sehr bedeutend an, was bei der Gais in kaum bemerkbarem Maße geschieht. Dieselbe verbreitet einen eigentümlich penetranten, widrigen Geruch, den man nicht bloß aus allernächster Nähe wahrzunehmen vermag. Welchen Zweck diese Drüse hat, darüber ist man gegenwärtig noch

nicht im Reinen. Alte Gemsjäger, welche sich alle ihnen aufstoßenden Erscheinungen in ihrer eigentümlichen Weise zu erklären belieben, behaupten, daß diese Drüseneinbettung mit einem Kanal in Verbindung stehe und daß die Gemse dadurch ihren Pfiff hervorbringe. Wir haben es hier mit einer Variation von Jägerlatein zu tun: von der man nicht mehr sagen kann: Se non e vero, e ben trovato. Daß sowohl Vertiefung, als Drüse nicht diesem Zwecke dient, das steht evident fest.»

Wallenberg (10) berührt nur nebenbei die Brunstdrüse der Gemse und zitiert Graff.

Die wichtigste Arbeit über die Brunstdrüse liegt von E. H. Zietzschmann (11) vor; es werden zum ersten Male Abbildungen gebracht, die im Wesen den wirklichen Verhältnissen entsprechen, deren Wert allerdings dadurch verringert wird, daß Verwechslungen des untersuchten Materials Zietzschmann unterlaufen sein dürften. Vergleichsweise hat er im Anschluß an seine Arbeit über die Brunstfalte verschiedener Hirsche, zwei dieser ähnliche Bildungen, die Brunstfeige der Gemse und eine Hautverdickung am Kopfe der Ziege einer Untersuchung unterzogen. Die Herstellung brauchbarer mikroskopischer Präparate war, wie Zietzschmann berichtet, mit gewissen Schwierigkeiten verknüpft, da er zu den Untersuchungen Material benutzen mußte, das meistenteils schon längere Zeit gelegen hatte oder in Alkohol aufbewahrt war. Dadurch war natürlich die Fixierung unvollständig. Zietzschmann erwähnt, daß nach Nitsche das einzige Organ, mit dem die Brunstfalte der Hirsche in morphologischer Hinsicht verglichen werden könne, die Brunstfeige der Gemsen sei. Nitsche habe ihm auch mündlich mitgeteilt, daß die Brunstfeige beiden Geschlechtern zukomme. Weiter bringt Zietzschmann kurz die Untersuchungsergebnisse mehrerer von ihm untersuchter Brunstfeigen. Die beigegebenen Photographien sind nach Präparaten aus der Tharandter Sammlung hergestellt. Zietzschmann konstatiert, daß die Verdickung der Haut bei der Brunstfeige nicht wie in der Brunstfalte der Hirsche durch eine Faltenbildung sämtlicher drei Schichten zustande kommt, sondern, daß man es hauptsächlich mit einer kolossalen Volumenzunahme der Lederhaut zu tun habe, die besonders durch eine Vermehrung der acinösen Drüsen verursacht wird. Das Bindegewebe tritt infolge der Drüsenanhäufung in den Hintergrund, nur in denjenigen Abschnitten der Brunstfeige, wo die Verdickung am stärksten ist, sieht man in den tieferen Lagen das Bindegewebe stärker entwickelt und mit einer ziemlichen Menge quergestreifter, parallel zur Oberfläche verlaufender Muskelfasern durchsetzt, die anscheinend von den tiefer gelegenen Hautmuskeln aus in die Subcutis ausstrahlen. Die Haarbälge reichen sehr tief in die Lederhaut, bisweilen sogar in die Subcutis hinein, ihre Wand ist sehr breit und ihr Lumen weit. Die acinösen Drüsen bilden ein fest zusammenhängendes, nur durch Haarbälge und schmale Bindegewebszüge getrenntes Drüsenlager, das den größten Teil der Haut einnimmt. Die einzelnen Acini sind mit Epithelien ausgefüllt, von denen die an der Wand liegenden niedrig und klein sind, während sie nach dem Centrum zu größer werden, polygonale Gestalt annehmen und einen allmählich zunehmenden Zerfall des Protoplasmas mit Ablagerung von Fetttröpfchen erkennen lassen. In keinem Falle hat Zietzschmann eine Reaktion auf Schleim dieser Drüsen konstatieren können. In den tieferen Abschnitten des Coriums fand er, entgegen der Angabe von Hessling, auch Schweißdrüsen in geringer Anzahl vor und fügt noch hinzu, daß die Brunstfeige zur Zeit der Brunst inso-

fern ein verändertes Bild zeigt, als ihre acinösen Drüsen noch ganz bedeutend an Ausdehnung gewonnen haben. Die einzelnen Haarbälge sind dann weit voneinander entfernt, der Papillarkörper stark abgeflacht und die Drüsen sind nur durch schmale Bindegewebszüge, die vereinzelte glatte Muskelfasern enthalten, getrennt. Sie reichen jedoch nicht, wie Hessling meint, bis zum Rete Malpighi, sondern es bleibt zwischen beiden eine schmale Bindegewebsschicht bestehen.

Disselhorst (2) berichtet: «Eine ausgesprochene Bedeutung im Geschlechtsleben der Gemse nimmt auch die sogenannte Brunstfeige ein. Es handelt sich um ein drüsenartiges Gebilde der Haut hinter den Hörnern, welches bei der Brunst bedeutend anschwillt und einen widerlichen, bocksartigen Geruch hervorbringt. Derselbe entsteht aus dem Secrete, einer fettig, klebrigen, gelbbraunen Schmiere, die aus zwei seichten, schmalen ausgebuchteten Vertiefungen oder Furchen hinter den Krickeln hervorkommt. Es ist unentschieden, ob diese Organe beiden Geschlechtern oder nur dem Bocke angehören. Innerhalb des Wülste finden sich Talgdrüsen, welche in der Brunst eine bedeutende Größe erreichen und die Form verändern, insofern, als die ursprünglich schlauchförmigen Drüsen zu zusammengesetzten 'traubenförmigen' werden.»

Leches (6) Mitteilungen sind mit denen Graffs identisch.

Die jüngste Arbeit lieferte Pocock (7). Er zitiert zunächst einige Berichte früherer Forscher. Pocock selbst konnte seine Untersuchungen nur an einem einzigen lebenden Exemplare machen, dann an zwei neugeborenen Kitzen und ausgetrockneten Fellen im britischen Museum. Er gibt eine Beschreibung der Lage der Drüsen «hinter den Hörnern und vor dem Ohrgrund» und hält die Abbildungen Hesslings für falsch. Weiter heißt es: "A further point of interest connected with this specimen is that, it was a female." Es hatte dieses Tier ein paar vertiefte Furchen hinter jedem Horn, beiläufig $1_2$ Zoll von demselben entfernt. Eine Secretion hat er bei männlichen Gemsen niemals wahrgenommen. In ihrer vollsten Entwicklung ragten sie über die längsten Haare an der parietalen Schädelseite, wie ein paar runde Kissen hervor und bildeten Auswüchse, mit kurzen Haaren bedeckt, in tiefe Furchen gefaltet. Sie glichen Hirnhemisphären. Die Drüse ist leicht convex nach außen, sichtlich abgerundet nach hinten und gerade nach innen, angeschlossen an die der andren Seite. Die Oberfläche ist von vorn nach rückwärts und von einer Seite zur andern convex und vom vorderen inneren Winkel steigen von jeder der oberen Seiten zwei tiefe Furchen gegen den äußeren Rand herunter, die eine endet hinter den Hörnern, die andre gibt nach rück- und auswärts zwei kurze Furchen ab, welche in ihrem Verlauf nach rückwärts gerichtet sind. Die histologische Untersuchung fehlt.

Wie nun aus diesen spärlichen Literaturangaben hervorgeht, ist die Brunstfeige zuerst von Hessling beschrieben worden. Das ihm zur Verfügung gestandene Material war aber ein vollkommen ungenügendes. Nur eine Brunstfeige machte er zum Gegenstand seiner Untersuchung, die zahlreich vorkommenden Formen werden von ihm nicht berücksichtigt. Es ist ihm völlig unbekannt, daß die Brunstfeige auch bei weiblichen Tieren vorkommt. Die histologische Untersuchung konnte im Jahre 1853 keine vollkommene sein.

Graffs Untersuchungen beschränken sich auf ein Stück Kopfhaut eines brünstig gewesenen Gemsbockes, in dessen Besitz er zufällig kam. Wie Hessling hat auch er keine Kenntnis davon, daß die Brunstfeige auch bei weiblichen Tieren vorkommt. Das von ihm entworfene histologische Bild ist unklar.

Die einzig zutreffendere Beschreibung rührt von Zietzschmann her. Sowie den früher erwähnten Forschern scheint auch ihm ein äußerst spärliches Untersuchungsmaterial zur Verfügung gestanden zu haben; seine Präparate bezog er aus Sammlungen, das Material war hart und spröde. Zietzschmann äußert sich nicht über die mannigfaltigen Formen, die bei männlichen und weiblichen Tieren vorkommen. In Fig. 12 seiner Abhandlung zeigt Zietzschmann das Bild einer nicht brünstigen Gemse, obzwar, nach meinem äußerst reichhaltigem Material zu schließen, diese Zeichnung den Charakter der Brunstfeige einer brünstigen Gemse trägt. Auch in Fig. 13 scheint eine Verwechslung unterlaufen zu sein, da dieses Bild, meiner Ansicht nach, der Brunstfeige einer weiblichen Drüse gleicht. Das von ihm bezeichnete Bild des Querschnittes habe ich nicht gefunden. Ich will nicht beide Abbildungen Zietzschmanns als absolut unrichtig hinstellen, obwohl mich mein Material zu andrer Anschauung berechtigt. Ich verfüge auch über Brunstfeigen von Sommergemsen, aber auch diese stimmen nicht mit den Abbildungen, die Zietzschmann bringt, überein.

Nachdem aber die Brunstfeige der Gemse von Zietzschmann nicht zum Hauptgegenstand seiner umfangreichen Arbeit gemacht wurde, sondern er sie nur zum Vergleiche anscheinend ähnlicher Organe herangezogen hat, so fallen diese Verwechslungen nicht so sehr in die Wagschale.

Disselhorsts Mitteilungen decken sich mit jenen Hesslings; auch er kennt die Brunstfeigen bei weiblichen Tieren nicht. Seine histologischen Untersuchungen beschränken sich auf kurze Angaben.

Pococks Material bestand nur aus einer einzigen lebenden Gemse, zwei neugeborenen Kitzen und ausgetrockneten Fellen. Die Untersuchung konnte daher nur eine unvollständige sein, da sich das makroskopische Bild an frischen Präparaten wesentlich anders präsentieren muß, als an ausgetrockneten. Histologische Angaben fehlen.

Betrachtet man nun die Gesamtliteratur, so kommt man zu folgendem Schluß:

Alle erwähnten Forscher hatten zu ihren Untersuchungen kein genügend reichhaltiges und hauptsächlich frisches Material.

Es erscheint nicht mit Sicherheit klargestellt, ob die Brunstfeige beiden Geschlechtern zukommt. Keller erwähnt dies nur vorübergehend, ohne auf Präparate oder naturgetreue Abbildungen hinzuweisen. Zietzschmann weiß es nur nach mündlichen Berichten Nitsches.

Die Beschreibung der Innenseite der Brunstfeige wird nur von Hessling in undeutlicher Weise gebracht. Von keinem Forscher wird auf die Mannigfaltigkeit der Figuration der weiblichen und männlichen Brunstfeige hingewiesen.

Jeder spricht nur von einer Drüse, obzwar wir es mit einem Drüsenpaare zu tun haben, in dem die beiden Einzeldrüsen teils enger, teils weiter voneinander entfernt sind. Infolge der angeführten Mängel ist auch der histologische Teil unzureichend. Nur Zietzschmann bringt ein den wirklichen Verhältnissen entsprechendes mikroskopisches Bild, aber nur einer nicht brünstigen Drüse.

Es schien demnach eine eingehende Untersuchung der Brunstfeige wünschenswert und deshalb habe ich es nun an der Hand eines reichhaltigen, lebensfrischen Materiales unternommen, sowohl makroskopisch, als auch mikroskopisch die Brunstfeige genau kennen zu lernen und ein klares Bild dieses drüsigen Organes zu bringen.

## Beschaffung des Materials.

Infolge meiner im Rax- und Schneeberggebiete durch beinahe 25jährige ununterbrochene Tätigkeit als Tierarzt, ferner durch freundschaftliche Beziehungen mit Besitzern dieser ausgedehnten Jagdgebiete in Niederösterreich und Steiermark, schließlich durch die Freundlichkeit eines Jagdbesitzers in Kärnten, war es mir ermöglicht, die Brunstfeige einer größern Anzahl, sowohl männlicher als auch weiblicher Gemsen, von beiden während und nach der Brunst, sofort nach der Strecke einer genauen makroskopischen Untersuchung zu unterziehen, somit auch frisches Material für die mikroskopische Untersuchung zu gewinnen.

Tiefen Dank schulde ich Sr. k. u. k. Hoheit, dem durchlauchtigsten Herrn Erzherzog Karl Franz Josef, höchstwelcher es gnädigst gestattete, daß die von ihm zur Strecke gebrachten Gemsen mir behufs Untersuchung der Brunstfeigen zugänglich gemacht wurden. Weiter fühle ich mich verpflichtet den Herren Rich. R. v. Schöller und k. u. k. Oberbaurat R. v. Wessely, (die mir die Beteiligung an der Gemsjagd gestatteten) und deren Jagdpersonale, Herrn Oberbuchhalter Rospini und k. k. Oberjäger Payerl, ferner Herrn k. k. Ministerialsekretär Baron Dr. Guido von Sommaruga, der Gräfl. Hoyosschen Jagd-

verwaltung, Herrn Dr. M. Hainisch, der mir eine erlegte Gemse zur Untersuchung geschenkweise anbot, Herrn k. k. Finanzkommissär Dr. v. Dobrucky, schließlich Herrn vet. med. Franz Gerlach für die mit größter Genauigkeit angefertigten photographischen Aufnahmen an dieser Stelle herzlichst zu danken.

## Präparation.

Ich habe teils selbst die Brunstfeigen ausgeschnitten, teils wurde dies von den Forstorganen, welche ihre Jagdherren und Gäste auf der Jagd begleiteten, besorgt. Jeder Jäger wurde von mir mit einer Flasche Formol-Alkohol (1 Teil konz. Formalin, 2 Teile 96%iger Alkohol) ausgestattet, um die Brunstfeige noch im lebensfrischem Zustande in der Konservierungsflüssigkeit zu bergen.

Nach eingehender makroskopischer Besichtigung und Beschreibung wurde ein Teil in Celloidin eingebettet und mikroskopisch verarbeitet.

Ich sammelte die Brunstfeigen von 8 weiblichen und 31 männlichen Tieren. Das Alter der weiblichen Tiere meines Untersuchungsmaterials schwankt zwischen 1—3 Jahren, das Alter der Böcke zwischen 3—7 Jahren. Ein genaues Alter kann nicht angegeben werden, da die Altersbestimmung selbst in Jägerkreisen nicht genau durchgeführt wird. Die Verhältnisse am Gebisse geben nur Aufschluß über jugendliche Tiere. Die Gemse hat zwar an den Hörnern Zuwachsringe; auf das Alter läßt sich jedoch aus der Anzahl derselben nicht schließen.

Die Bezeichnung Brunstfeige ist keine willkürlich gewählte. Wenn auch nicht in allen Fällen, so trifft tatsächlich der Ausdruck Feige zu (Fig. 7*b*). Es ist eine feigenähnliche Gestalt, deren zugespitztes Ende vorn und das breite hinten lateral liegt. In andern Fällen ist wieder eine knopfartige Formation, weshalb man, wenn auch vereinzelt den Ausdruck Brunstknopf findet. Auch die Synonyma Brunstballen und Brunstrose kommen vor.

## Makroskopische Untersuchung.

Zur Zeit der Brunst[1] sieht man schon auf einige Entfernung bei der männlichen Gemse hinter den Hörnern eine deutliche ausgeprägte

[1] Nach Keller ist der Eintritt der eigentlichen Brunst an lokale Verschiedenheiten, teilweise auch an klimatische Einflüsse geknüpft. An einzelnen Orten beginnt die Brunst schon um den 20. Oktober herum, während sie an andern Stellen erst mit November, ausnahmsweise sogar erst Mitte November ihren Anfang nimmt und bis Mitte Dezember fortdauert. Tellurische und klimatische Einflüsse vermögen die Brunst um 8—14 Tage zu beschleunigen oder auch zu verzögern.

Convexität (Textfig. 1 *), die bis fast zum Ohrgrunde reicht. Die Haare sind dort nicht so dicht aneinandergereiht; es ist auch nicht der normale glatte Verlauf derselben wahrzunehmen. In einzelnen Fällen ist der Haarwuchs an der größten Hervorwölbung, durch die große Spannung der Haut, äußerst spärlich, wie dies in Textfig. 7 *a* deutlich sichtbar ist.

Textfig. 1.

Gemskopf mit Hervorwölbung hinter dem Gehörne. (Hervorwölbung, bedingt durch die Brunstfeige bei *.)

Bei diesem Bocke könnte man nahezu von einer Glatze sprechen. In der Umgebung wachsen die Haare wieder normal.

Die Haarfarbe weicht in den meisten Fällen von der des übrigen Haarkleides ab. Die Haare sind an dieser Stelle in der überwiegenden Mehrheit bedeutend lichter, sogar hellgelb. Diese Beobachtung machte ich besonders an den Kärntner Gemsen. Von einer Brüchigkeit, wie dies von Hessling behauptet wurde, konnte ich nichts beobachten. Bei der Palpation findet man daselbst an verschiedenen Tieren verschieden große Furchen und Wälle, die nach dem Alter, Geschlechte und Höhe der Brunst, sowohl in bezug auf Ausdehnung, als auch in der

Form sehr variieren. Bei männlichen Tieren sind diese Gebilde deutlich, bei weiblichen nur bei genauer Untersuchung fühlbar.

Um ein ganz deutliches Bild über die Größe und Figuration der Brunstfeige zu erhalten, ist die Kürzung der Haare nötig; denn nur dann läßt sich das gesamte Feld überblicken und eine genaue makroskopische Beschreibung durchführen (Textfig. 2).

Textfig. 2.

Derselbe Gemskopf mit gekürzten Haaren an der deutlich sichtbaren Brunstfeige.

Vor allem sei mit apodiktischer Sicherheit festgestellt, daß die Brunstfeige auch bei jedem weiblichen Tiere vorkommt. Sie erscheint in der Jugend in kleinerer Ausdehnung, vergrößert sich mit zunehmendem Alter, findet in bezug auf Größe ihre Forsetzung bei den männlichen Tieren, so daß eine geschlossene Reihe von der jungen zur alten Gais, von dieser zum nicht brünstigem und weiter zum brünstigen Bocke vorliegt. Bei allen diesen Brunstfeigen, gleichgiltig ob weiblich oder männlich, haben wir es nicht mit einer einzelnen Drüse, sondern mit einem Drüsenpaare zu tun. Jede Brunstfeige besteht aus einer

linken und rechten Drüse, bei welchen man eine Gruppe von Furchen und Wällen findet.

Die **weibliche Gemse** zeigt keine Hervorwölbung hinter den Hörnern. An der Behaarung bemerkt man im Vergleich zu andern Körperstellen im großen und ganzen keinen Unterschied; scheitelt man jedoch die Haare, so sieht man in den Furchen einen spärlicheren Haarwuchs. Die ganze weibliche Drüse nimmt nur einen verhältnismäßig kleinen Raum zwischen den Hörnern und dem Ohrgrunde ein, liegt aber bedeutend näher zu den ersteren. Die Entfernung der linken von der rechten Drüse ist verschieden groß. An dem mir zur Verfügung stehendem Präparate einer wahrscheinlich 1jährigen Gemse ist diese etwas größer, als bei der $2^1/_2$jährigen, bei dieser 7 mm, bei der 3jährigen nur mehr 5 mm, so daß der Schluß gerechtfertigt erscheint, daß die Entfernung bei den jüngeren Exemplaren größer ist, während sie sich bei vorschreitendem Alter infolge der zunehmenden Größe verringert. Was die Figuration betrifft, machte ich die Beobachtung, daß zwischen den Drüsen beider Seiten keine Congruenz besteht. Dies gibt sich teils in der Größe, teils in der Zahl der Furchen und Wälle, zum Teil in der Richtung derselben kund.

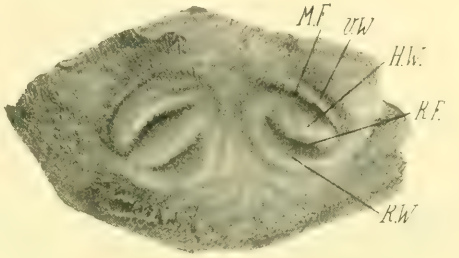
Bei der 1jährigen Gemse sieht man beiderseits eine seichte Furche (Schlitz), hinter welcher sich ein kleiner Wall erhebt. Jedes dieser Gebilde hat die Form eines Augenlides. Die Furchen ziehen von vorn und medial, nach hinten und lateral.

Bei einer Gemse unbekannten Alters, dem Ansehen der Brunstdrüse nach aber sehr jung, sind zwar die Größenverhältnisse der beiden Drüsen nicht wesentlich voneinander verschieden, doch ist die Figuration auf beiden Seiten eine andre. Die linke Drüse besitzt eine mittlere, schmale und seichte Furche, die von zwei Wällen, die lateral und hinten in einander gehen, begrenzt wird. Um diese zieht sich eine Ringfurche, die von der medialen, hinteren und lateralen Seite die Wälle umgreift. Die äußerste Grenze bildet eine wulstförmige Erhabenheit, der Ringwall. Die rechte Drüse hingegen besitzt nur eine von der medialen vorn nach lateral hinten verlaufende Furche, hinter derselben erhebt sich ein Wall, der vorn nicht scharf begrenzt ist, hinten von einer halbmondförmigen Furche (Ringfurche) begrenzt wird; an diese schließt sich, nur deutlich im hinteren Teile ausgebildet, ein Ringwall an.

Bei der $2^1/_2$jährigen Gemse ist rechts eine seichte mittlere Furche, an diese schließt sich medial und hinten ein Wall, ebenso nach vorn und lateral. Die Ringfurche umgreift beide Wälle medial und hinten

und teilweise lateral halbkreisförmig. Die linke Drüse ist fast so groß, wie die rechte; auch sie besitzt eine mittlere Furche, an welche sich nach vorn ein stärkerer, nach hinten und medial ein schwach entwickelter Wall anschließt. Hier zieht die Ringfurche um das ganze Gebilde. Bei beiden Drüsen ist ein mäßig entwickelter Ringwall, der rechts vorn sich abflachend ausläuft, aber auch links deutlich entwickelt ist und nur an der medialen Seite teilweise verschwindet.

Bei der 3jährigen Gemse ist rechts wieder die mittlere Furche (Textfig. 3), an die sich nach vorn und lateral ein schwacher Wall anschließt; dagegen ist die Entwicklung des hinteren Walles an derselben Seite bedeutend größer, hierauf folgt die Ringfurche, an welche sich der Ringwall halbmondförmig anschließt. Links ist dasselbe Bild, wie rechts, nur daß der vordere Wulst stärker entwickelt ist. An der medialen Seite des letzteren ist eine kleine sekundäre Furche.




Textfig. 3.

Weibliche Brunstfeige. *RW*, Ringwall; *RF*, Ringfurche; *VW*, vorderer Wall; *HW*, hinterer Wall; *MF*, mittlere Furche. Natürl. Größe.

Bei den meisten mir vorliegenden Präparaten der weiblichen Brunstfeigen, fand ich die rechte Drüse weniger stark entwickelt, als die linke. Ich habe einige weibliche Brunstfeigen genau beschrieben und will dies auch bei mehreren männlichen aus dem Grunde tun, um den Beweis für die Mannigfaltigkeit der Formen zu erbringen; außerdem läßt sich die Richtigkeit meiner Angaben an der Hand einzelner in vollkommen naturgetreuer Wiedergabe beigeschlossener Abbildungen feststellen.

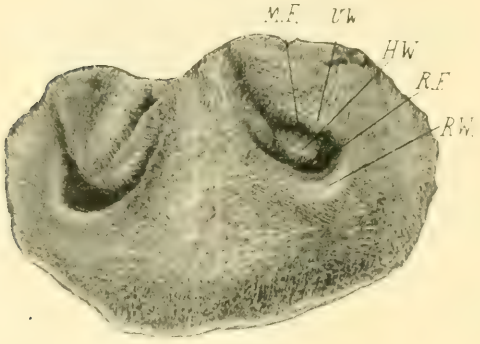
Auch die Innenfläche der weiblichen Brunstfeige, d. h. die durch lockeres Bindegewebe mit dem Periost verbundene Seite der Drüse, linker- und rechterseits, ist von Furchen und Wällen unterbrochen, (Textfig. 12) von welchen die ersteren mit den Wällen, die letzteren mit den Furchen der Außenseite korrespondieren. Die Zwischenräume, die sich zwischen beiden Drüsen vorfinden, sind nach dem Alter verschieden groß. Bei allen weiblichen Drüsen ist die dem Ringwalle der Außenseite entsprechende Furche fast regulär halbkreisförmig.

Bei der **männlichen Gemse** (Textfig. 1) sieht man, wie bereits erwähnt, hinter den Hörnern eine deutliche Hervorwölbung; die Haare

sind dort nicht so glatt. Man erkennt dies bereits an der nicht brünstigen, viel mehr noch an der brünstigen Gemse. Je höher die Brunst vorschreitet, desto mehr geht der Haarstrich verloren. An den Wällen, ganz besonders in den Furchen stehen die Haare weiter voneinander entfernt, als an den umgebenden Körperstellen. Nach Kürzung der Haare tritt das schön entwickelte Drüsenpaar in seinen verschieden großen Formen sehr deutlich hervor (Textfig. 2).

Es kann angenommen werden, daß die Brunstfeigen Ende November und in den ersten Tagen des Monats Dezember das Bild höchster Entwicklung zeigen, um dann gegen die Mitte, spätestens aber am Schlusse desselben Monates an Größe abzunehmen.

Die Farbe der Drüsen wechselt; ich sah solche, die besonders an den stärksten Wülsten braunrot waren, andre wieder tief schwarz. Bei letzteren heben sich die Furchen heller ab, bei einzelnen ist die Haut tatsächlich unpigmentiert.



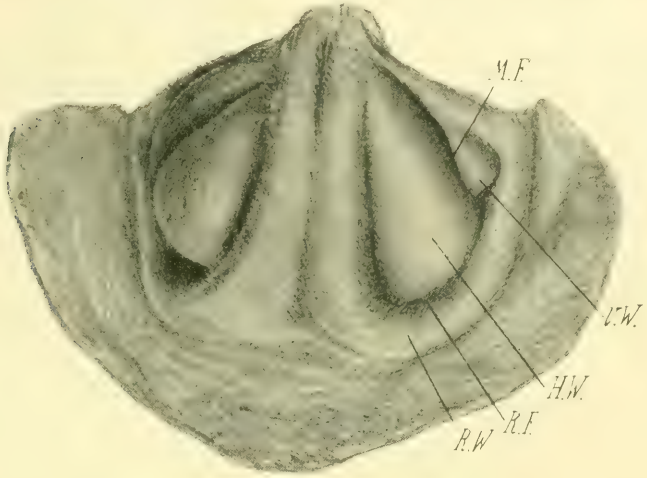

Textfig. 4.
Brunstfeige eines abgebrunsteten Bockes. Buchstabenbez. wie Textfig. 3. Natürl. Größe.

Im allgemeinen läßt sich die Figuration der männlichen Drüse auf die gut ausgebildete Form, wie wir sie bei den Gaisen gesehen haben, zurückführen. Man kann eine mittlere Furche, einen vorderen, lateralen und einen hinteren, medialen Wall oder mehrere solche, feststellen. Dieselben werden von einer Ringfurche umzogen, an die sich ein Ringwall anschließt. In einzelnen Fällen bieten sich nicht wesentliche Abweichungen von diesem schematischen Bilde dar.

Eine in Textfig. 4 festgehaltene Brunstfeige eines nicht brünstigen Bockes hat folgende Figuration. Rechterseits die charakteristische mittlere, nicht sehr tiefe Furche, an diese schließt sich medial und hinten ein unbedeutender, nur 6 mm langer Wall, ebenso nach vorn und lateral. Dagegen ist die Ringfurche über 1 cm tief und wird in ihrem Verlaufe an der medialen Seite von einem hervortretenden Walle unterbrochen. Auch der Ringwall tritt deutlich hervor. Durch einen schmalen, kaum 2 mm breiten Saum ist diese Drüse von der andersgeformten linken getrennt. Die mittlere Furche ist hier sehr

seicht, 2 mm tief, an sie schließt sich vorn und lateral ein 8 mm breiter Wall, hinten nach der medialen Seite ziehend, ein 4 mm breiter, 11 mm langer Wall. Stark ausgeprägt ist die Ringfurche (1 cm tief), an diese anschließend der mächtige Ringwall. Das Drüsenpaar ist $4^1/_2$ cm breit.

Eine schön geformte Brunstfeige eines hochbrünstigen Bockes präsentiert sich in der Textfig. 5. Rechterseits zieht sich die mittlere 7 mm tiefe Furche von vorn und medial nach hinten lateral; vorn und lateral ein 7 mm breiter Wall, der sich nach vorn und medial verjüngt und in einem spitzen Winkel ausläuft. Von vorn und medial zieht sich




Textfig. 5.

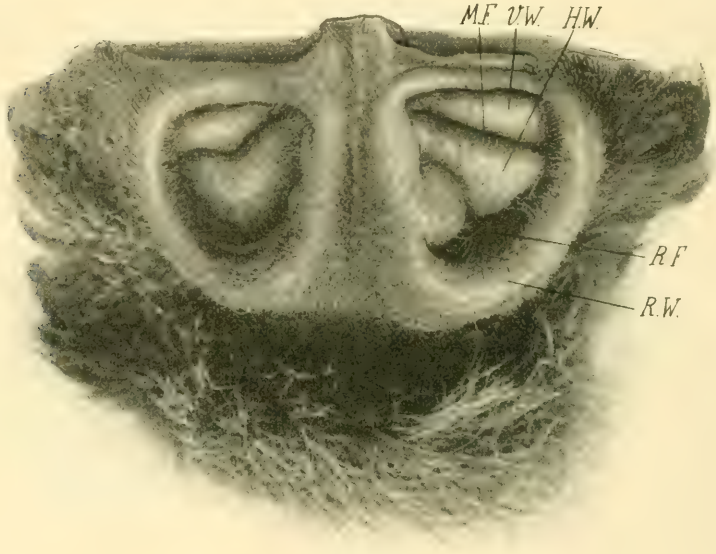
Brunstfeige eines stark brünstigen Bockes. (Wälle und Furchen sagittal.) Buchstabenbez. wie Textfig. 3. Natürl. Größe.

nach hinten und lateral, immer breiter werdend, lateral $1^1/_2$ cm breit, ein schön hervortretender hinterer Wall, an den sich eine 1 cm tiefe Ringfurche anschließt. Der Ringwall umgibt deutlich diese Drüse; kaum 2 mm von ihr entfernt, schließt sich die linke Drüse an. Wieder die mittlere 8 mm tiefe Furche. Nach vorn und lateral ein fast gleich breit bleibendes (7 mm) Wall. Nach hinten und medial (hinten 13 mm breit, nach vorn in einen spitzen Winkel zulaufend) ein besonders gut entwickelter und stark hervortretender Wall. Anschließend die 13 mm tiefe Ringfurche, hierauf der deutliche Ringwall. Diese Brunstfeige ist 5 cm breit.

Während bei dieser Brunstfeige die Furchen und Wälle mehr in sagittaler Richtung ziehen, nehmen dieselben bei der folgenden (Textfig. 6)

eine mehr frontale ein. Rechterseits sehen wir die mittlere Furche 10 cm tief; sie verläuft nahezu frontal. An diese schließt sich der vordere und hintere Wall; beide werden von der Ringfurche umgeben, in die an der medialen Seite ein mit dem Ringwall in Zusammenhang stehender Wulst hineinragt, so daß auf dieser Seite drei Wälle sichtbar sind. Der Ringwall tritt namentlich hinten und medial deutlich hervor.

Linkerseits ist nur eine mittlere, schwach halbmondförmige Furche 5 mm tief, nach hinten ein schöner Wall, der lateral 13 mm breit, medial




Textfig. 6.

Brunstfeige eines stark brünstigen Bockes. (Wälle und Furchen frontal.) Buchstabenbez. wie Textfig. 3. Natürl. Größe.

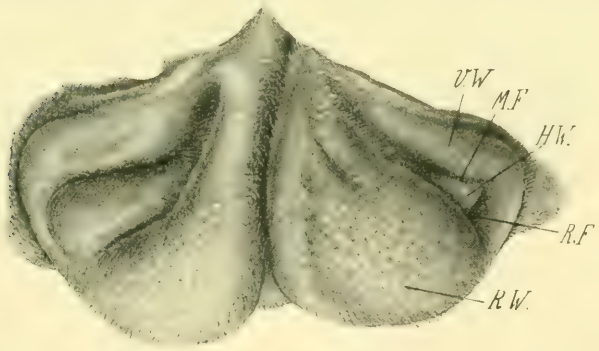
spitz zuläuft, vor der Furche ein kleiner, spindelförmiger Wall, in seiner Mitte 6 mm breit, dann die schön entwickelte Ringfurche 17 mm tief und ein etwas schwächerer Ringwall als rechts zu sehen. Das Drüsenpaar ist über 6 cm breit.

In meiner Sammlung befindet sich ein Präparat (Textfig. 7 *b*) eines hochgradig brünstigen Bockes, welches die größte Abweichung und stärkste Ausbildung zeigt. Es ist jene Brunstfeige, welche die spärlichste Behaarung hatte. Man findet rechts einen ganz besonders stark entwickelten Wall (Ringwall), der hinten und lateral über 2 cm breit ist, medial und vorn immer schmäler wird, daselbst zwei Unebenheiten aufweisend. Die mittlere Furche ist mäßig entwickelt; sie zieht von

hinten lateral, nach vorn medial, geht unbegrenzt vorn in die Ringfurche über. Zwischen diesen beiden Furchen, jedoch nur lateral ist der hintere, schwach entwickelte Wall zu sehen. Der vordere Wall zieht von hinten und lateral nach vorn und medial und bildet dann die Fortsetzung des Ringwalles. Die Ringfurche ist deutlich ausge-

Textfig. 7 *a*.

Brunstfeige mit dem spärlichem Haarwuchs. *RW*. Ringwall. Natürl. Größe.



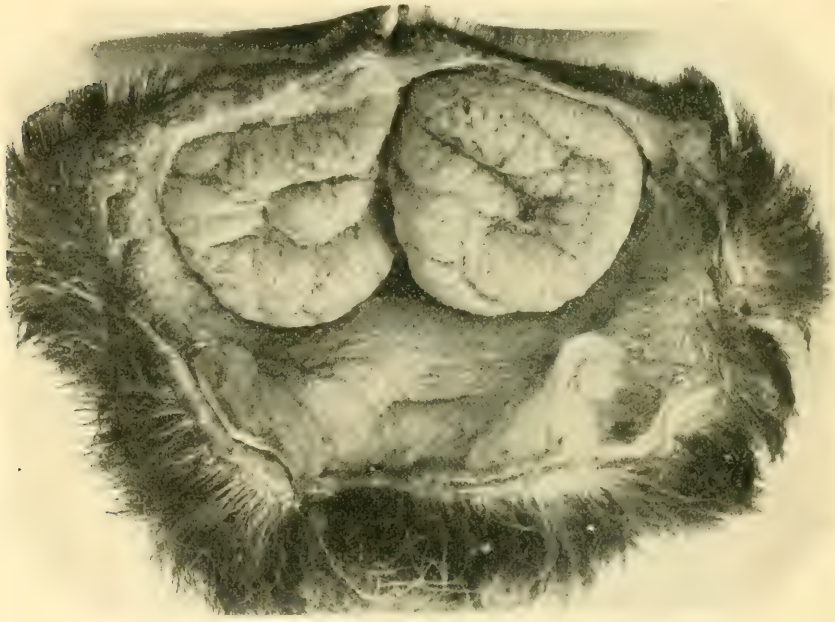

Textfig. 7 *b*.

Dieselbe Brunstfeige mit mächtig entwickelten Wällen. Buchstabenbez. wie Textfig. 3. Natürl. Größe.

prägt. Auch die mediane Furche, i. e. der Zwischenraum zwischen beiden Drüsen, weicht von der Norm ab. Sie zieht von vorn im schwachen Bogen mehr gegen die rechte Drüse. Linkerseits bemerkt man den stark hervorspringenden Ringwall, medial und vorn 5 mm, medial und hinten 2 cm, lateral und hinten 5 mm breit. Die mittlere Furche 1 cm tief, trennt den vorderen 1 cm breiten Wall von dem hinteren

ungleich breiten (lateral 1 cm, medial 5 mm breit). Die Ringfurche ist medial 13 mm tief und wird hinten und lateral immer seichter.

Die Brunstfeige ist so mächtig entwickelt, daß sie nach hinten in Form von zwei besonders ausgeprägten Wülsten, die eine Höhe von etwa 2 cm besitzen, hervortritt. Durch diese große Entwicklung bildet sich zwischen der allgemeinen Decke und der Brunstfeige eine deutliche Furche. Jede Drüse hat eine feigenförmige Gestalt. Die ganze Brunst-



Textfig. 8.

Ansicht der männlichen Brunstfeige (Textfig. 6) von der Innenseite. Natürl. Größe.

feige ist fast $6^1/_2$ cm breit. Durch die mächtige Ausdehnung der Wälle sind die Haare an derselben äußerst spärlich (Textfig. 7 *a*).

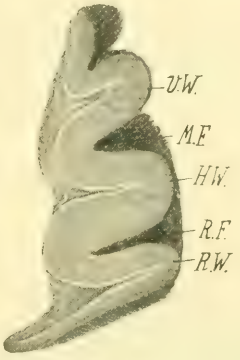
Dasselbe Bild wie bei der weiblichen, doch in den Dimensionen beträchtlich mächtiger, findet man an der Innenseite der männlichen Brunstfeige. Entfernt man durch Präparation das Bindegewebe, so sieht man auch hier deutlich dasselbe schematische Bild, wie an der Außenseite. Eine, seltener zwei, mittlere Furchen, entsprechend einem oder zwei Wällen, die Ringfurche, den Ringwall. Bei Brunstfeigen brünstiger Gemsen stoßen die beiden Drüsenflächen fast ohne Zwischenraum zusammen. Nur wenn das Bindegewebe durch Präparation entfernt ist, erkennt man die Drüsen als zwei selbständige Körper (Textfig. 8).

Auch hier korrespondieren die Furchen mit den Wällen und umgekehrt, so daß man also entsprechend der mittleren Furche den mittleren Wall sieht, entsprechend dem vorderen und hinteren Wall eine vordere und hintere Furche, entsprechend der Ringfurche den Ringwall.

Bei beiden Geschlechtern zeigen die sagittalen Durchschnitte (Textfig. 9 u. 10) einen wellenförmigen Verlauf. Stufenweise vergrößern sich die Wälle von vorn nach hinten, ebenso gewinnen in dieser Reihenfolge die Furchen an Tiefe. An dem Präparate, welches in Textfig. 10 gezeigt wird, kann man deutlich die Zunahme der Dicke des Drüsenlagers

Textfig. 9.

Sagittaler Durchschnitt der weiblichen Brunstdrüse. Buchstabenbez. wie Textfig. 3.j Natürl. Größe.

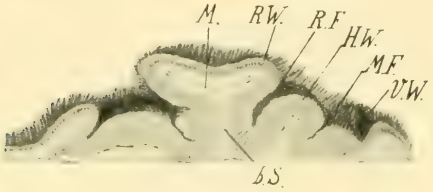



Textfig. 10.

Sagittaler Durchschnitt der männlichen Brunstdrüse. Buchstabenbez. wie Textfig. 3. Natürl. Größe.

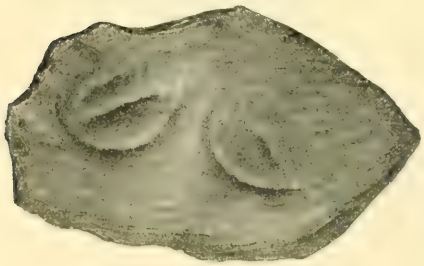
bei einer hochgradig brünstigen Gemse von der Randpartie aus gegen die Mitte der Brunstfeige verfolgen. An der Innenseite sind die den Furchen entsprechenden Wälle durch lockeres Bindegewebe miteinander verbunden, so daß die innere Drüsenfläche zunächst von Furchen und Hervorwölbungen nichts erkennen läßt und einem zusammenhängenden Gebilde gleicht. Erst nach Entfernung des Bindegewebes kommen die Unebenheiten zum Vorschein. An den Durchschnitten läßt sich auch deutlich die Art der Behaarung erkennen und feststellen, daß die Wälle nichts andres sind, als gefaltete, verdickte Hautpartien, bedingt durch die Größenzunahme der Drüsen. An dem Frontalschnitt durch die Brunstfeige einer nicht brünstigen Gemse (Textfig. 11) zeigt sich deutlich, daß meine Behauptung, man habe es mit zwei selbständigen, voneinander ganz unabhängigen Drüsen, die durch eine wenig modifizierte Hautpartie getrennt ist, zu tun, richtig ist. Ich gebe eine kurze Beschreibung dieses Präparates.

Wir finden zunächst an der Hautoberfläche eine deutlich sichtbare Mulde, sie entspricht dem dichtbehaartem Zwischenraum, den wir bei der makroskopischen Untersuchung kennen gelernt haben. Hier stehen die Haare dichtgedrängt aneinander, jedes mit der Haarbalgdrüse versehen. Doch sind hier die Talgdrüsen viel zahlreicher als an den andern Stellen der äußeren Haut. Das Bindegewebe zwischen beiden Drüsen läßt an diesem Durchschnitt eine T-förmige Gestalt erkennen. Oberhalb der halbmondförmigen Lage des Bindegewebes, in welches einzelne quergestreifte von vorn nach hinten verlaufende Muskelfasern, die als ein zur Oberfläche parallel verlaufender Hautmuskel angesehen werden können, eingebettet sind, befinden sich die Haare mit den zahlreichen Haarbalgdrüsen. Zu beiden Seiten der verticalen Bindegewebsschicht beginnt eine stärkere Ausbildung der Drüsenlager, die sich lateral in ziemlich gleichbleibender Dicke fortsetzen und erst am Rande der Brunstfeige unter allmählicher Abnahme in die normale äußere Haut übergehen. Bei brünstigen Böcken wird die wenig modifizierte Hautbrücke, welche die beiderseitigen Brunstdrüsen miteinander verbindet, eingeschränkt durch die mächtige Ausbildung der dem Ringwalle zugrunde liegenden Drüsenpartie.




Textfig. 11.

Frontaler Durchschnitt einer abgebrunsteten männlichen Drüse. *M.* Muskel; *bS*, bindegewebiges Septum. Sonstige Bezeichnung wie Textfig. 3. Natürl. Größe.



Textfig. 12.

Ansicht der weiblichen Brunstfeige von der Innenseite. Natürl. Größe.

Was nun endlich die Secretion betrifft, so habe ich bei keiner der vielen, sofort nach dem Tode der Gemse untersuchten Brunstfeigen makroskopisch ein Secret beobachten können. Hessling berichtet, er wisse es aus eigner Erfahrung nicht, ob es zur Ausscheidung eines abfließenden Secretes kommt.

Disselhorsts Angabe, es käme aus zwei seichten Vertiefungen eine fettig klebrige, gelbbraune Schmiere dürfte ebenso falsch sein, als die Angaben Graffs, er hätte einen schleimigen Charakter des

Secretes konstatiert. Das Drüsensecret ist nicht schleimig, es ist nicht fadenziehend. Die Drüsenoberfläche bei männlichen und weiblichen Tieren ist trocken, gefeldert, zahlreiche Ausführungsgänge aufweisend. Bei ganz leichtem Druck quillt aus denselben ein lichtgraues, fettig klebriges, äußerst unangenehm riechendes Secret, das aus den Talgdrüsen stammt, in großen Mengen hervor.

In den Furchen der Brunstfeige habe ich bei einigen Gemsen Nadeln verschiedener Coniferen und Samenkörnchen beobachtet. Im allgemeinen aber ist mir die Reinlichkeit derselben aufgefallen. Eingetrocknetes Secret habe ich nie gesehen, ebenso nicht, wie Hessling angibt, Eier von Parasiten. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß gerade die Krätze der Gemsen an dieser Stelle zuerst auftritt, da die vielen Furchen der Brunstfeige einen geeigneten Aufenthaltsort und Angriffspunkt der Krätzmilbe (*Sarcoptes rupicaprae* [nach Fiebiger]) bieten. Es wäre jedenfalls in Zukunft darauf zu achten, an welchen Stellen die Gemsräude zuerst auftritt.

Fasse ich kurz den Inhalt des ersten Teiles meiner Arbeit zusammen, so geht aus demselben hervor, daß die Brunstfeige zweifellos beiden Geschlechtern zukommt und in ihren Formen sehr verschieden ist, daß ferner nicht von einer einzelnen Drüse, sondern von einem Drüsenpaare gesprochen werden muß, weiter, daß auch jede einzelne Drüse eine von der andern verschiedene Figuration besitzt. Es ist auch sichergestellt, daß die Zwischenräume zwischen der linken und der rechten Drüse je nach dem Alter verschieden groß sind und in denselben, besonders bei den männlichen Tieren die Haare dicht gedrängt sich vorfinden und endlich, daß die Brunstfeigen mit zunehmendem Alter und Brunst größer werden und eine stufenweise Ausbildung von der weiblichen zur männlichen zeigen. Auch über die Lage ist jeder Zweifel behoben.

## Mikroskopische Untersuchung.

Die Brunstfeigen wurden in verschiedenen Richtungen geschnitten; einerseits senkrecht durch Wälle und Furchen, anderseits an verschiedenen Stellen horizontal. Sämtliche mikroskopischen Präparate wurden mit Delafieldschem Hämatoxylin oder Hämalaun vor-, mit Eosin oder nach van Gieson nachgefärbt.

Mit Rücksicht auf die vorhandenen, teils mangelhaften, teils unrichtigen Angaben über den Bau der Brunstfeige, war es gewiß

wünschenswert eine übersichtlichere und genauere histologische Beschreibung der Brunstfeige weiblicher und männlicher, brünstiger und nicht brünstiger Gemsen zu geben.

Unumstößlich sei sichergestellt, daß in der Brunstfeige ausschließlich Talgdrüsen vorhanden sind, die bei der jungen Gais verhältnismäßig spärlich und klein, mit zunehmendem Alter größer und reichlicher werden. In noch größerer Ausbildung findet man sie beim jungen brünstigen Bocke und sie gewinnen beim älteren brünstigen derart an Dimension, so daß sie bei dem 7jährigen Bocke, also der ältesten von mir untersuchten Brunstfeige größtenteils das übrige Gewebe verdrängen und so eigentlich das ganze Gebilde beherrschen. Der Zellverfall ist beim brünstigen Bocke größer, als bei der Gais und nicht brünstigem Bock. Es ist anzunehmen, daß dieses Bild sich auch bei älteren Tieren nicht verändert. Die Ausdehnung der Haut nimmt infolge der Drüsenvergrößerung beträchtlich zu, sie findet nicht mehr den genügenden Raum, es entstehen Falten, die wir als Furchen und Wälle kennen gelernt haben.

Der Abstand der Haare voneinander wird mit der Entwicklung des Drüsenlagers immer größer; die Talgdrüsen erscheinen nicht mehr allein als Haarbalgdrüsen, sondern sind in der Brunstfeige auch dort vorhanden, wo von Haaren sich keine Andeutung vorfindet. Die Ausführungsgänge sind infolgedessen nicht nur an den Haarbälgen, sondern auch an den haarlosen Stellen zu finden.

Was die Form der einzelnen Drüsen betrifft, so sieht man im mikroskopischen Bilde neben einfachen, kolben und birnförmigen (alveolären) verästelten Einzeldrüsen auch zusammengesetzte. Beim brünstigen Bock breiten sich die Drüsen gegen die Tiefe hin aus, indem sich die Drüsenkörper beträchtlich verlängern und dadurch einen Eindruck gewähren, der einige Ähnlichkeit mit den Meibomschen Drüsen hat. Im allgemeinen, aber ganz besonders bei den hochbrünstigen Brunstfeigen, bestehen die Drüsenlappen aus verschieden geformten, ganz unregelmäßigen Läppchen. Manche Drüsenläppchen zwängen sich, keilförmig zwischen die andern. Getrennt sind die Drüsenlager mit ihren Unterabteilungen durch Bindegewebe, welches je nach der Höhe der Brunst mehr oder weniger eingeengt ist, aber seine Ausläufer überall hinsendet, wodurch wabenähnliche Fächer gebildet werden. In ziemlich großen Abständen sind Haare zu sehen. Auffallend erscheint die spärliche Verteilung der Blutgefäße, die in reichlicherer Menge nur an der dem Periost zugekehrten Seite zu beobachten sind. Bei brünstigen Drüsen ist der Innenraum mit Zellen ausgefüllt, die teils unverändert,

teils in allen Stadien der Verfettung, zum Secret der Brunstfeige geworden sind.

An der Oberfläche der Epidermis bemerkt man eine Felderung, die hauptsächlich durch in Abstoßung befindlichen Schuppen des Stratum corneum bedingt ist. Die Epidermis ist in den meisten Fällen pigmentiert, nur an einzelnen Präparaten habe ich in den Furchen und an besonders stark entwickelten Wällen pigmentarme, selbst pigmentlose Stellen gefunden. Auch ist im Corium Pigment vorhanden.

Bei brünstigen männlichen Tieren ist die langgezogene Form der Drüsen vorherrschend (Tafelfig. 2), neben diesen findet man jedoch auch keilförmige, drei-, vier- und vieleckige Drüsenlappen.

### Die weibliche Drüse.

Während in der normalen Haut der Gemse die Haarbalgdrüsen schwach ausgeprägt erscheinen, finde ich in der Brunstfeige der einjährigen Gemse (Tafelfig. 3) die Haarbalgdrüsen erheblich besser entwickelt, sie erscheinen reicher verzweigt und namentlich die Alveolen mehr in die Länge gezogen. Die Haare sind schon spärlicher, als in der allgemeinen Decke. Das Corium ist sehr dicht, man bemerkt auch die Arrectores pilorum.

Bei der 2jährigen Gemse sind die Drüsen reichlicher. Sie sind im Corium in verschiedenen Größen zu sehen; es befinden sich neben einfachen und verästelten Einzeldrüsen auch zusammengesetzte.

Das Bindegewebe ist hier reichlicher, so daß die Zwischenräume noch immer ziemlich groß sind. Hier läßt sich der Typus der Brunstdrüse deutlich erkennen. Die Haare stehen zwar noch dicht beisammen, aber es gibt schon Drüsen mit eignen, von den Haaren unabhängigen Ausführungsgängen. Da sich die Drüsen hier nicht so dichtgedrängt nebeneinander befinden, so sieht man noch deutlich die alveolare Drüsenform. Die Alveolen stehen dicht aneinander, die Konturen derselben sind abgerundet, das Bindegewebe prävaliert noch.

Bei der um 1 Jahr älteren Gais finden wir dasselbe Bild, jedoch mit der Veränderung, daß die Drüsen viel mächtiger entwickelt sind und weiter in die Tiefe ragen. Die Peripherie der Läppchen ist noch immer rund, das Bindegewebe reichlich (Tafelfig. 4).

Untersucht man an einem sagittalem Schnitt eine ganze weibliche Drüse, so sieht man in der Umgebung des Ringwalles zunächst die normale Haut. Im Bereiche des der Ringfurche zugekehrten Teiles des Ringwalles beginnen die stärker entwickelten Haarbalgdrüsen, die

sich bereits in der Ringfurche, deutlicher noch am vorderen und hinteren Walle als selbständige Drüsen präsentieren.

### Die männliche Drüse.

Bevor ich den histologischen Befund beim brünstigen Bock beschreibe, möchte ich nur kurz des Baues einer Drüse des abgebrunsteten Bockes Erwähnung tun. Die mikroskopische Tafelfig. 5 dürfte nicht von dem eines vor der Brunst befindlichen Bockes verschieden sein. Vergleicht man den histologischen Befund, den wir in Tafelfig. 4 gesehen haben mit jenen in Tafelfig. 5, so erkennt man eigentlich keinen wesentlichen Unterschied in der Form, wohl aber in der Größe und Ausdehnung der Drüsenlappen. Hier zeigt es sich deutlich, daß der abgebrunstete oder nicht brünstige Bock das Verbindungsglied zwischen älterer Gais und jungem brünstigem Bock bildet. Je weiter der Bock in der Brunst fortschreitet, desto mächtiger der Aufbau der Drüsen und stärker das Zurücktreten des Bindegewebes.

Bei einem 4jährigen, hochgradig brünstigen Bock besitzen die Drüsengruppen eine langgezogene Form (Tafelfig. 2). Sie ragen mit ihrem oberen Rande bis nahe an die Epidermis, so daß vom Corium nur ein schmales Band sichtbar ist. Nach specifischer Färbung des Bindegewebes nach VAN GIESON sieht man deutlich, daß der ganze Schlauch aus einzelnen Läppchen besteht, die allerdings nicht mehr den Eindruck von Alveolen machen, da sie infolge der dichten Aneinanderdrängung sich gegenseitig an der Berührungsfläche abflachen.

Alle Drüsenschläuche sind parallel zueinander, senkrecht zur Oberfläche gerichtet, dicht aneinandergedrängt, so daß zwischen ihnen nur mehr verhältnismäßig schmale Bindegewebszüge des Coriums zu sehen sind.

Eine zwar um 1 Jahr ältere, aber nicht so hochgradig brünstige Drüse zeigt, wenn auch stark entwickelte, so doch nicht so weit an die Oberfläche ragende Drüsenlager; der Abstand von ihrer obersten Begrenzung bis zur Epidermis ist ein weit größerer, auch erscheinen die Drüsen nicht so eng aneinandergedrängt. Das Bindegewebe zwischen den einzelnen Drüsen ist stärker ausgeprägt, die Haare sind nicht so weit voneinander entfernt, als an der höhergradig brünstigen erst beschriebenen Drüse.

Der 6jährige, in hoher Brunst befindliche Bock (Tafelfig. 1) besitzt an einzelnen Stellen so ausgedehnte Drüsenlager, daß die Lappen und Läppchen hart zusammenstoßen und wenig Raum für das Bindegewebe übrig lassen. Die Begrenzung der Läppchen ist eine gerade, nur ab

und zu bemerkt man, wie der convexe Teil des einen Läppchens in den concaven des andern hineinragt. Auf den ersten Blick erscheinen die einzelnen Alveolen nicht mehr voneinander getrennt; erst nach specifischer Färbung des Bindegewebes erkennt man, daß in ihren peripheren Anteilen, wenigstens auf eine kurze Strecke, die Alveolen voneinander durch feinste Bindegewebssepta abgegrenzt werden.

An der Drüse eines 7jährigen hochbrünstigen Bockes führte ich Schnitte parallel zur Oberfläche. An diesem mikroskopischen Präparate gibt es nur äußerst wenige Zwischenräume, vom Bindegewebe ist fast nichts mehr vorhanden. Das Drüsenlager reicht beinahe zur Epidermis. Es fügt sich eine Drüse an die andre, ein Drüsenlappen an den benachbarten, so daß man den Eindruck einer einzigen großen zusammengesetzten Drüse erhält. Die Form der Lappen und Läppchen ist eine wechselnde. Man findet kleine, mittlere und große, vier- fünf- und sechseckige, aber auch runde und ovale. Die Ränder passen sich einander an, dort, wo die Läppchen mehr entwickelt sind, wölben sie sich vor, bilden Kuppen und es gewinnt den Anschein, als ob sie die benachbarten in ihrer Entwicklung gehindert hätten. Wir finden mit einem Worte die denkbar stärkste Ausbildung der Drüsen.

Aus dem histologischen Teil meiner Arbeit ergibt sich folgendes: Analog dem makroskopischen Befunde, ist auch beim histologischen Bilde die Reihe von dem jungen zum älteren weiblichen, von da zum jugendlichen nicht brünstigen und weiter zum brünstigen älteren männlichen Tiere geschlossen. Die Lappen und Läppchen zeigen verschiedene Formen. Je höher die Ausbildung der Drüse, um so mehr nehmen die Einzeldrüsen eine schlauchförmige, gestreckte Gestalt an. Keineswegs darf aber von einer Umwandlung alveolärer Drüsen in schlauchförmige gesprochen werden, da sich, wie erwähnt, die Drüsenschläuche bei genauer Besichtigung aus einer großen Zahl von einzelnen Alveolen zusammengesetzt erweisen.

### Ähnliche Drüsen bei andern Tieren.

Mit dem Geschlechtsleben der betreffenden Tiere jedenfalls in innigem Kontakt stehende alveoläre Drüsen finden wir in der Rückendrüse von *Dikotyles*, die ausführlich von Brinkmann (1) beschrieben wurde. Doch hier sind neben Talgdrüsen, auch Schweißdrüsen vorhanden, was bei der Brunstfeige der Gemse nicht der Fall ist.

Weiter bespricht Zietzschmann (11) die Brunstfalten des Rot-

wildes. Er behauptet, daß die Brunstfalte einige Ähnlichkeit mit der Brunstfeige der Gemse hat, besonders, weil dieses Gebilde während der Brunstzeit geringgradig anschwillt. Ferner sah Zietzschmann bei den Ziegen hinter den Hörnern eine Verdickung der Haut[1]. Es kommen, nach Zietzschmann auch hier Talg- und Schweißdrüsen vor.

Toldt (9) bespricht in einer Abhandlung die Violdrüse auf der Dorsalfläche des Schwanzes beim erwachsenen Fuchs. Er weist darauf hin, daß A. Retzius (8) im Jahre 1848 diese Drüse wissenschaftlich behandelt hat. Es befindet sich nämlich 5—6 cm hinter der Schwanzwurzel eine Hautdrüse, die mit dem Namen Viole bezeichnet wird. Dieselbe markiert sich durch einen fast schwarzen Fleck. Die Haare an dieser Stelle sind sparsamer und gröber. Der Haarboden ist beim Auseinanderlegen der langen Haare deutlich sichtbar. Auf diesem und den Haaren findet man stellenweise vertrocknete Reste von Drüsenabsonderungen. Drückt man auf diese Stelle, so tritt eine gelbe, fettähnliche Substanz aus. Die Haut ist erhaben und an dieser Stelle ist ein Drüsenfeld eingebettet. Retzius beobachtete zweierlei Drüsen: 1) dicht nebeneinander liegende, in die Tiefe versenkte mehrlappige Drüsen, welche den wesentlichen Bestand der Viole bilden und 2) einfachere, kleine, oberflächlich gelegene Drüsen. Letztere hält Retzius für gewöhnliche Talgdrüsen, die großen für eine eigentümliche Ausbildungsform der Glandulae sebaceae. Toldt hält die Angaben Retzius' für richtig. Man hat es mit einer, der Fläche nach ziemlich scharf abgegrenzten Hautpartie, ohne auffallend große Verdickung zu tun, innerhalb welcher sich Haarbalgdrüsen besonders stark entwickeln und beim erwachsenen Tier so dicht aneinanderlegen, daß sie beinahe die ganze tiefe Schicht der Cutis ausfüllen. Die Violdrüse ist zur Ranzzeit besonders groß. Toldt führt die Größenzunahme nicht auf die Flächenausdehnung derselben, sondern darauf zurück, daß die Drüse infolge der stärkeren Absonderungsfähigkeit etwas angeschwollen sein dürfte.

Über den Zweck der Drüse bemerkt Retzius folgendes: Wahrscheinlich dienen diese Drüsen dazu, gewisse Arten des Genus *Canis* mit einem besonderen Geruche zu versehen, wodurch sie einander wittern oder vielleicht hat auch der Geruchstoff, den sie liefern einen noch wichtigeren Einfluß auf das Nervensystem und die Genitalorgane während der Brunstzeit.

[1] Auch ich habe dieselbe beim Ziegenbocke beobachtet.

Ich habe die »Bemerkungen über die Violdrüse« ausführlicher zitiert, weil diese Drüse meiner Ansicht nach unter allen bei andern Tieren vorkommenden Hautdrüsen die größte Ähnlichkeit mit der Brunstfeige der Gemse besitzt. Man findet bei beiden Drüsen spärlichen Haarwuchs, weiter ist in der Haut ein Drüsenlager eingebettet, das aus Talgdrüsen besteht, allerdings bei der Viole nur aus Haarbalgdrüsen, während bei der Brunstfeige auch selbständige Drüsen mit eignen Ausführungsgängen vorhanden sind. Die Viole wird ebenfalls zur Ranzzeit (Brunst) größer. Doch fehlen bei ihr die verschiedenen Formen, die wir bei der Brunstfeige kennen gelernt haben. Beide Drüsen liefern einen Geruchsstoff. Allerdings soll die Viole, wie mir Jäger versichern, angenehm nach Veilchen riechen, was man von der Brunstfeige nicht behaupten kann.

## Ergebnisse.

1) Die Brunstfeige ist bei allen männlichen und weiblichen Gemsen und zwar in den verschiedensten Größen und Formen vorhanden.

2) Sie besteht ausschließlich aus Talgdrüsen.

3) Mit zunehmender Brunst werden diese mächtiger, in die Länge gestreckt, das Bindegewebe wird immer mehr verdrängt, die Entfernung der Haare voneinander immer größer.

4) Bei jeder Brunstfeige läßt sich ein vollkommen schematisches Bild, eine Anordnung von Wällen und Furchen, geben, indem sich in der ausgebildeten Brunstfeige ein vorderer und hinterer Wall, umgeben von einer Ringfurche und Ringwall nachweisen läßt.

5) Die Brunstfeige stellt in der Mächtigkeit der Ausbildung eine geschlossene Reihe von der jungen weiblichen Gemse zur älteren, von dieser zum nicht brünstigen und weiter zum brünstigen Bock vor.

6) Man darf bei der Brunstfeige nicht von einer Drüse sprechen; es ist vielmehr ein Drüsenpaar vorhanden.

7) An der dem Periost zugekehrten Seite entsprechen bei beiden Geschlechtern die Furchen den Wällen der oberen Seite und umgekehrt, die Wälle den Furchen. Es ergibt sich daraus, daß die Brunstfeige nichts andres als eine in Falten gelegte, durch reichliche Einlagerung von Talgdrüsen verdickte Hautpartie ist.

8) Am vorderen und hinteren Walle sind die Drüsenanhäufungen am stärksten und nehmen am Übergang zur normalen Haut an Größe ab, bis sie den Charakter der gewöhnlichen Haarbalgdrüsen bekommen.

Ich kann meine Arbeit nicht beschließen, bevor ich nicht dem Vorstand des histologischen und embryologischen Instituts, Herrn Professor Dr. Siegm. von Schumacher von Marienfrid, meinen besten Dankes versichere. Abgesehen davon, daß Herr Prof. Dr. von Schumacher es mir gestattete, eine geraume Zeit an seiner Lehrkanzel das Thema zu bearbeiten, unterstützte er mich in besonders liebenswürdiger Weise.

Wien, im April 1912.

## Literatur.

1. August Brinkmann, Die Rückendrüse von Dicotyles. 109. Hft. Bd. XXXVI. Hft. 2. S. 281.
2. Rudolf Disselhorst, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Herausgegeben von Dr. Albert Oppel. IV. Teil. 1904. S. 355.
3. Carl Graff, Vergleichende anatomische Untersuchungen über den Bau der Hautdrüsen. Bd. II. 1879.
4. Theodor v. Hessling, Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie von Siebold und Kölliker. Bd. VI. S. 265. 1855.
5. F. C. Keller, Die Gemse. Ein monographischer Beitrag zur Jagdzoologie. 1887.
6. W. Leche, Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches.
7. R. J. Pocock, On the specialised cutaneous glands of Ruminants. Proc. Zool. Soc. 1910. Part 4.
8. A. Retzius, Über eine eigentümliche Drüsenbildung bei mehreren Arten Canis. K. Vetensk. Acad. Handl. f. ar 1848. Abt. II. Stockholm 1849.
9. Carl Toldt jun., Studien über das Haarkleid von Vulpes vulpes. Nebst Bemerkungen über die Violdrüse und über den Häckel-Maurerschen Bärenembryo und Stachelanlagen. XXII. Annalen des k. k. Naturhist. Museum Wien. 1907.
10. Wallenberg, Untersuchungen über Carpal- und Mentalorgane der Suiden. Anatom. Anzeiger. Bd. XXXVII. Hft. 516. S. 406.
11. E. H. Zietzschmann, Beiträge zur Morphologie und Histologie einiger Hautorgane der Cerviden. Zürich 1902. Zeitschr. f. wiss. Zool.-Bd. LXXIV.

## Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIII.

Allgemein giltige Bezeichnung für Fig. 1—5.

*E*, Epidermis;
*B*, Bindegewebe;
*H*, Haar;
*A*, Ausführungsgang;
*C*, Corium;
*b. S*, bindegewebige Septa;
*L*, Lumina;
*Tdr*, Talgdrüse.

Sämtliche Figuren sind in etwa 45maliger Vergrößerung mit dem Prisma entworfen.

Fig. 1. Drüse eines 6jährigen stark brünstigen Bockes.

Fig. 2. Drüse eines brünstigen Bockes mit langgezogener Form der Drüsengruppen.

Fig. 3. Drüse einer 1jährigen weiblichen Gemse.

Fig. 4. Drüse einer 3jährigen weiblichen Gemse.

Fig. 5. Drüse eines abgebrunsteten Bockes.

# Zur Morphologie des Nervensystems von Anodonta cellensis Schröt.

Von

**Paul Splittstößer.**

(Aus dem zoologischen Institut Marburg.)

Mit 19 Figuren im Text.

## Inhalt.

Seite

1. Vorbemerkungen . . . . . 389
2. Geschichtlicher Überblick . . . . . 389
3. Untersuchungsmethoden . . . . . 391
4. Bemerkungen über die Nomenklatur . . . . . 392
5. Überblick über das Centralnervensystem . . . . . 392

Das Nervensystem.

I. Das Cerebralganglion und seine Nerven . . . . . 393
1. Das Cerebralganglion . . . . . 393
2. Die Cerebralcommissur . . . . . 396
3. Die Cerebrovisceralcommissur . . . . . 396
4. Die Mantelnerven . . . . . 398
5. Die Muskelnerven . . . . . 402
6. Die Nerven der Mundsegel und der Lippen . . . . . 404
7. Die Cerebropedalcommissur mit Statocystennerv und Statocyste . . . . . 408

II. Das Pedalganglion und seine Nerven . . . . . 410
1. Das Pedalganglienpaar . . . . . 410
2. Die vier größeren Fußnerven . . . . . 413
3. Die Übereinstimmung ihres Verlaufs mit dem Verlauf von Fußarterien . . . . . 417
4. Schwächere Fußnerven des Pedalganglions . . . . . 417
5. Nebenäste der Cerebropedalcommissur . . . . . 418

III. Das Visceralganglion und seine Nerven . . . . . 420
1. Das Visceralganglion . . . . . 420
2. Die Mantelnerven . . . . . 422
3. Die Hautnerven des Visceralganglions . . . . . 432
4. Die Nerven des hinteren Schließmuskels . . . . . 434
5. Verbindungsnerv zum Pedalganglion . . . . . 436

Seite
6. Die Eingeweidenerven . . . . . 441
a. Hautnerven des inneren Kiemenganges . . . . . 441
b. Die Kiemennerven . . . . . 444
c. Seitennerven der Cerebrovisceralcommissur und Magengeflecht . . . . . 449
IV. Die Innervierung des Mantelrandes . . . . . 455
1. Mantelrandnerv . . . . . 456
2. Der Mantelrandplexus . . . . . 457
Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse . . . . . 463
Verzeichnis der Ganglien und Nerven . . . . . 466
Literaturübersicht . . . . . 468
Erklärung der Buchstaben . . . . . 469

---

Die Untersuchungen über das Nervensystem von *Anodonta cellensis* Schröt., wie sie in nachfolgender Arbeit niedergelegt sind, beschränken sich nur auf den grob morphologischen Bau desselben und lassen somit die Verhältnisse, welche sich auf die Histologie beziehen oder nur auf Grund histologischer Untersuchungen behandelt werden können, unberücksichtigt. Von den zahlreichen Nerven sind fast durchweg nur diejenigen beschrieben, welche bei jedem Tier vorkommen, d. h. konstant sind. Variable Nerven haben nur dann Erwähnung gefunden, wenn an den Stellen, wo sie auftreten, die Morphologie des Nervensystems in charakteristischer Weise beeinflußt ist. Da ferner in dieser Abhandlung nicht vergleichend anatomische Gesichtspunkte maßgebend sein sollen, vielmehr das Hauptgewicht darauf gelegt ist, eine genaue und möglichst umfassende Beschreibung der Nerven und ihres Verlaufs, sowie der Ganglien zu geben, so sind die dem Text beigefügten Abbildungen derart, daß sie die Verhältnisse darstellen, wie sie sich dem Auge bei der Präparation mit Messer und Schere darbieten. Ausnahmen machen hiervon nur einige dabeigegebene schematisierte Figuren.

## Geschichtlicher Überblick.

Das Nervensystem von Lamellibranchiaten wurde zum ersten Male von Poli teilweise abgebildet, ohne daß er es als solches erkannte. Vielmehr hielt er die Nerven für Lymphgefäße, die Cerebral- und Visceralganglien für deren Sammelstellen. Die Pedalganglien waren ihm unbekannt geblieben. Ein Nervensystem sprach er diesen Tieren ab. Cuvier, welcher den Irrtum von Poli erkannte, erwähnt im übrigen auch nur jene beiden Ganglienpaare. Das Pedalganglienpaar wurde von Rathke, d. Älteren und, unabhängig von diesem, von Mangili entdeckt. Letzterer hat auch eine in ihren Grundzügen richtige Ab-

bildung des Centralnervensystems von *Anodonta* gegeben. Nur hat er das Pedalganglienpaar als ein einziges Ganglion aufgefaßt.

Eine vollständige und auch jetzt noch zum Teil brauchbare Beschreibung des Nervensystems von *Anodonta* Lmk. hat Keber (1851) veröffentlicht, in welcher er seine Untersuchungen von 1837 wesentlich vervollständigt. Außer den Ganglien und den sie verbindenden Commissuren hat er eine Anzahl wichtiger Nerven beschrieben und sich besonders mit den Eingeweidenerven befaßt. Leider ist ihm hierbei der große Irrtum unterlaufen, daß er Bindegewebe sowie Keimschläuche des Bucephalus von Baer mit Nerven verwechselt und so fortwährend Falsches und Richtiges durcheinander gemengt hat. So sind sein über die ganze Körperoberfläche des Tieres sich hin erstreckendes Hautnervensystem, und ein großer Teil seiner sympathischen Nerven nichts andres als jene Keimschläuche.

Ungefähr zu derselben Zeit hat Duvernoy eine Abhandlung über das Nervensystem der Acephalen herausgegeben und dabei *Anodonta* in weitgehender Weise berücksichtigt. Ihm verdanken wir die Entdeckung des Mantelrandplexus und des Mantelrandnerven. Je nach der Beschaffenheit des letzteren Nerven teilt er die Muscheln in zwei Typen, den einkreisigen (» type palléal monocirculaire«) und den zweikreisigen (»type palléal bicirculaire«), ein. Der erste Typ (»monocirculaire«) hat die Eigenschaft, daß der Mantelrandnerv sich über beide Mantelhälften erstreckt und in sich selbst wieder zurückläuft, mithin einen einzigen geschlossenen Kreis bildet. Hierhin gehören nach Duvernoy die Monomyarier und *Pinna*. Der zweite Typ (» bicirculaire«) ist dadurch charakterisiert, daß der Mantelrandnerv nicht von der einen Hälfte des Mantels zur andern übergeht, sondern daß sowohl in der rechten als auch in der linken Hälfte jener Nerv sich aus einem Mantelnerv des Cerebralganglions herausdifferenziert, dann den Mantelrand entlang läuft und schließlich in einen Mantelnerven des Visceralganglions eintritt. Es entsteht so auf jeder Seite des Tieres ein Nervenkreis, der durch die jeseitige Cerebrovisceralcommissur geschlossen wird und sich so zusammensetzt: Cerebralganglion, vorderer Mantelnerv, Mantelrandnerv, hinterer Mantelnerv, Visceralganglion, Cerebrovisceralcommissur. Jenem Typ gehören die Siphonaten, also auch *Anodonta* an. Bronn zählt Mantelrandnerv und Mantelrandplexus zum peripheren, die Ganglien und Commissuren mit ihren Nebennerven zum centralen Nervensystem. Keber ist diese Innervierung des Mantelrandes vollständig entgangen.

Über die Morphologie des gesamten Nervensystems von *Anodonta*

ist seit Duvernoy und Keber keine umfassendere Untersuchung mehr angestellt worden. Auch die neueren Autoren berufen sich immer noch auf jene beiden Arbeiten. Nur einzelne Teile des Nervensystems sind eingehender behandelt worden: So beschreibt Simroth die Innervierung der Statocyste; Chatin untersucht die Nerven, welche dem Visceralganglion entspringen, und Rankin ergänzt und berichtigt die Angaben von Duvernoy und Keber über die Innervation des Bojanusschen Organs. Die übrigen zahlreichen Arbeiten über das Nervensystem von *Anodonta* kommen für die vorliegende Untersuchung kaum in Betracht, da sie teils, wie das Werk von Ihering über das Nervensystem der Mollusken, rein vergleichend anatomisch gehalten und für den Zweck der vorliegenden Arbeit auch sonst nur wenig zu verwenden, teils aber nur histologischer Natur sind. Auch neuere physiologische Abhandlungen, z. B. die Arbeit von Yung über die Innervation des Herzens und diejenige von Pawlow über die Schließmuskeln, bringen über die Morphologie der Nerven nichts Neues. Andre Arbeiten, die nur eingestreute Bemerkungen über das Nervensystem von *Anodonta* enthalten, und solche, in welchen die Nerven verwandter Formen behandelt werden, wie das Werk von List über die Mytiliden des Golfes von Neapel, finden im Laufe der nachfolgenden Untersuchung an geeigneter Stelle Erwähnung.

## Untersuchungsmethoden.

Zum Auffinden der Ganglien und Nerven erwies sich die Präparation mittels Schere und Lupe als die geeignetste und zuverlässigste Methode. Das frische Tier wurde samt der Schale in eine 2—3%ige wässerige Lösung von Salpetersäure gelegt und solange darin gelassen, bis sich die Schale von selbst ablöste. Dann wurde das Objekt mit Wasser abgespült und in einem Wachsbecken präpariert. Hoben sich die Nerven nur schlecht von ihrer Umgebung ab, so wurde das Tier darauf noch in eine wässerige 1%ige Osmiumsäurelösung gebracht und im Dunkeln so lange darin gelassen, bis die nervösen Elemente anfingen sich zu schwärzen. Darauf wurde es, ebenfalls unter Lichtabschluß, mindestens 24 Stunden gewässert und war dann zur Präparation geeignet. Allerdings färbt die Osmiumsäure nur die Elemente, welche dicht an der Oberfläche liegen und von lockerem Gewebe bedeckt sind. Intravitale Färbungen mit Methylenblau haben zu keinem befriedigenden Ergebnis geführt. Vorteilhaft ist es, wenn das mit Salpetersäure behandelte Objekt außerdem noch ein paar Tage in 40%igen Alkohol gebracht wird. Die Maceration hält nämlich dann

noch ein wenig an, ohne den Nerven zu schaden, vielmehr heben sich jene dann schärfer von ihrer Umgebung ab. Die Präparation selbst geschah mittels einer vorn scharf zugespitzten Augenschere unter einem Binocular von Zeiss.

Eine wertvolle Ergänzung boten Schnitte von 50 $\mu$ Dicke durch ein ausgewachsenes Tier. Das Objekt wurde mit einer Mischung fixiert, die sich folgendermaßen zusammensetzte:

| | |
|---|---|
| Kal. bicrom. | 400,0 |
| 1%ige Osmiumsäure | 100,0 |
| Pikrinschwefelsäure nach Kleinenberg | 250,0. |

Dann wurde es, ohne gewässert zu werden, innerhalb 24 Stunden von 10%igen bis in 100%igen Alkohol gebracht und zum Schneiden in Paraffin (40° Schmelzpunkt) übergeführt. Zum Färben wurde Boraxcarmin verwandt.

Die Schnittserien unterstützten die Präparation besonders da, wo die Nerven in einer Ebene ausgebreitet waren, z. B. im Mantelrand, in den Mundsegeln, in der Umgebung des Cerebral- und Visceralganglions. Als ungeeignet erwiesen sie sich für Innervationsgebiete, deren Nerven ein räumliches Gebiet nach allen Richtungen hin durchziehen, wie es z. B. im Bojanusschen Organ und der Mitteldarmdrüse der Fall ist. Von der Mantelfläche genügten für vorliegende Untersuchungen Totalpräparate.

## Bemerkungen über die Nomenklatur.

Für die Nomenklatur der Muskeln wurden meist die Bezeichnungen von Lang gewählt und die in Betracht kommenden Blutbahnen nach Langer benannt. Die Benennung der einzelnen Partien des Bojanusschen Organs sind so erfolgt, wie sie Rankin in seiner Arbeit hierüber angewandt und vorgeschlagen hat. Ebenfalls nach Lang sind die morphologischen Elemente, aus denen sich die Kiemen zusammensetzen, bezeichnet. Die übrigen Namen für Körperregionen, Organe und Organkomplexe sind allgemein eingebürgert.

## Überblick über das Centralnervensystem.

Das Nervensystem der Mollusken weist bekanntlich drei Hauptganglienpaare auf, die folgende typische Lage haben: Das erste Ganglienpaar, die beiden Cerebralganglien, liegt ursprünglich dorsal vom Schlund und entspricht dem oberen Schlundganglienpaar der Würmer. Das zweite Paar, die Visceralganglien, liegt im aboralen Teil, dem Eingeweidesack des Tieres, wo die einzelnen Ganglien sich dicht neben-

einander ventral vom Darm befinden. Ausnahmsweise habe ich bei *Anodonta* in einem Falle dieses Visceralganglienpaar dorsal vom Darm liegend gefunden. Diese Abnormität ist in einer früheren Arbeit von mir beschrieben worden. Die beiden Pedalganglien, das dritte Paar, liegen im Fuß und befinden sich ebenfalls dicht nebeneinander. Von den Cerebralganglien gehen nun zwei Commissuren nach den Pedalganglien, die Cerebropedalcommissuren, und zwei Verbindungsstränge, die Cerebrovisceralcommissuren, zu den Visceralganglien. Auf letzteren Commissuren sind ursprünglich noch zwei Ganglienpaare vorhanden, die nach den Cerebralganglien zu gelegenen Pleuralganglien, und das Parietalganglienpaar, welches sich in der Nähe der Visceralganglien befindet. Bei *Anodonta* liegen die Verhältnisse so, daß die Pleuralganglien mit den Cerebralganglien und die Perietalganglien mit den Visceralganglien verschmolzen sind. Ferner befinden sich die Cerebralganglien, die, ebenso wie die Visceralganglien, auch nach der Vereinigung mit den andern Ganglienpaaren ihre ursprünglichen Namen beibehalten haben, nicht mehr dorsalwärts vom Schlund, sondern haben sich etwas ventralwärts verschoben. Sie sind durch eine Commissur, die Cerebralcommissur, verbunden, welche den Schlund dorsal überquert. Von jenen Commissuren und Ganglien werden nach Duvernoy zwei Nervenringe des Centralnervensystems von *Anodonta* gebildet. Der größere Nervenring setzt sich aus folgenden Elementen zusammen: der Cerebralcommissur, den beiden Cerebralganglien, den beiden Cerebrovisceralcommissuren und dem (vereinigten) Visceralganglion. Der kleine Nervenring umfaßt die beiden Pedalganglien, die Cerebropedalcommissuren, die Cerebralganglien und die Cerebralcommissur.

Im folgenden werden zunächst die drei Ganglienpaare mit ihren Nerven, d. h. das centrale Nervensystem, und darauf das periphere Nervensystem, welches den Mantelrandplexus und Mantelrandnerv umfaßt, beschrieben werden.

## Das Nervensystem.

### I. Das Cerebralganglion und seine Nerven.

#### 1. Das Cerebralganglion.

(Fig. 1—6.)

Die Cerebralganglien haben ihre Lage auf beiden Seiten der Mundöffnung (Fig. 6 *cg*) und zwar hinter dem vorderen Schließmuskel dicht über der Anwachsungsstelle der Mundsegel an Fuß und Mantel (Fig. 6 *cg* rechte Seite). Sie befinden sich unmittelbar unter der Körperober-

fläche, so daß man sie meistens durch die Hautdecke hindurchschimmern sieht. In der Regel liegen sie zwischen der unteren Hälfte des vorderen Adductors und der Ansatzstelle der Protractoren an die Schale. Gewöhnlich werden ihre hinteren Hälften noch von jenen bedeckt; seltener liegen sie ganz unter diesen Muskeln (Fig. 3, 5 *cg*). Sie sind die kleinsten der drei centralen Ganglienpaare und in ihrer größten Ausdehnung beim ausgewachsenen Tier 1—1,25 mm lang.

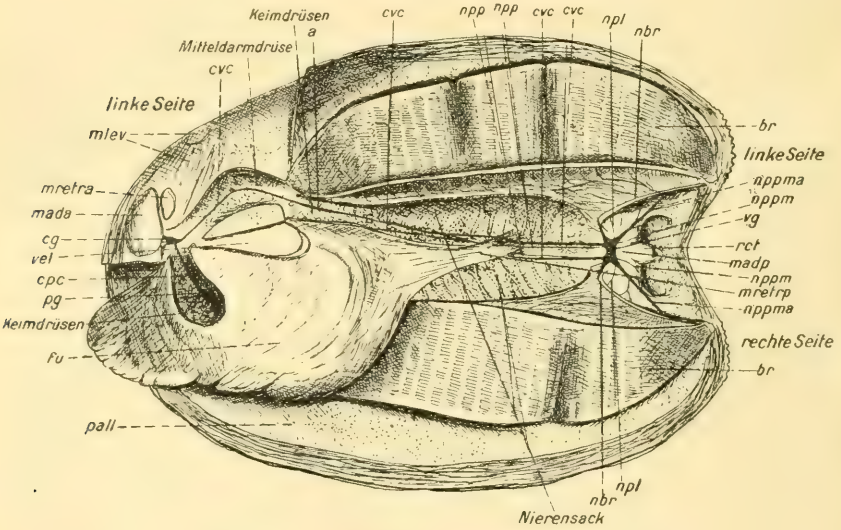



Fig. 1.

Das Tier ist aus der Schale genommen, mit der Ventralseite nach oben liegend und mit geöffnetem inneren Kiemengang dargestellt. Der in der Mittellinie und auf der linken Seite liegende Teil des Centralnervensystems ist freigelegt. (Erklärung der Buchstaben siehe S. 469.)

Ein solches Ganglion hat ein gelbliches bis orangefarbenes Aussehen und ist seitlich abgeplattet, so daß man von zwei größeren, der Körperoberfläche parallelen Flächen — einer äußeren und einer inneren — sprechen kann. Im ausgestreckten Zustande, der eintritt, wenn man den Mantel dorsal umschlägt (Fig. 6 *cg* links), hat es die Form eines unregelmäßigen Vierecks, dessen Ecken mehr oder weniger vorgebuchtet sind (Fig. 2 *b*). Diesen Ecken entspringen die kräftigsten Nerven. Die dorsalwärts nach hinten gelegene Ecke, aus der die Cerebropedalcommissur austritt, ist nach innen umgebogen (Fig. 6 *cg* rechts), so daß das Ganglion, von außen her gesehen, in der Gestalt eines spitzwinkligen Dreiecks erscheint, den kleinsten Winkel nach hinten zu gekehrt (Fig. 2 *a*).

Von den Nerven, welche von diesem Ganglion ausgehen, erwähnt Duvernoy nur die vorderen Mantelnerven (Nervi palliales anteriores), die Cerebralcommissur, die Cerebropedalcommissuren und die Cerebro-

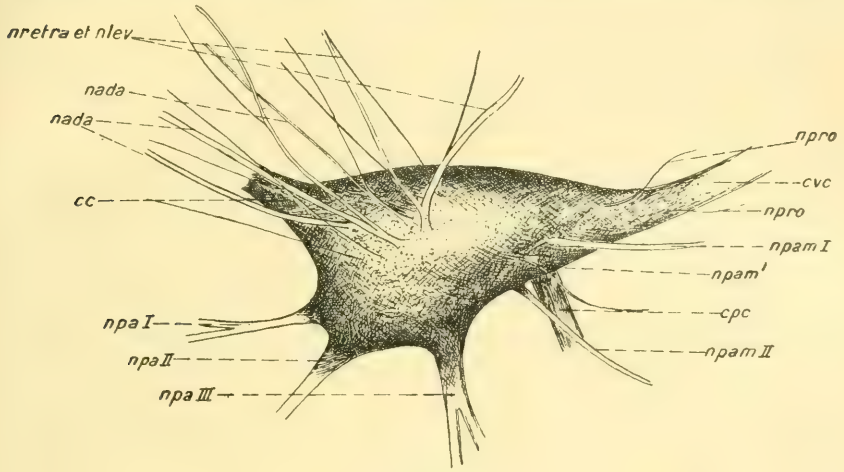



Fig. 2*a*.

Cerebralganglion, von der Außenseite gesehen. (Erklärung der Buchstaben siehe S. 469.)

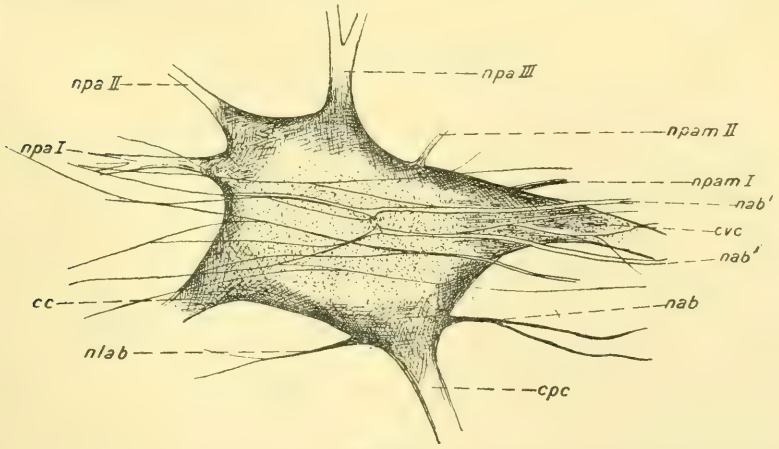



Fig. 2*b*.

Die Innenseite des Cerebralganglions, alle vier Ecken in ausgestrecktem Zustand. (Erklärung der Buchstaben siehe S. 469.)

visceralcommissuren. Keber nennt außerdem noch Nerven, die den vorderen Adductor versorgen (Nervi musculi adductoris anterioris) und je einen Mundsegelnerv (später Nervus appendicis buccalis genannt), ohne jedoch eine genauere Beschreibung ihrer Gestalt und

ihres Verlaufs zu geben. Außerdem finden sich noch Nerven zur Versorgung der Lippen und Nerven, welche in die beiden Retractoren, die Protractoren und die Levatoren eindringen, vor, die dementsprechend Nervi retractoris anterioris, Nervi protractoris und Nervi levatoris benannt werden können.

### 2. Die Cerebralcommissur.

(Fig. 2, 3, 4 *cc.*)

Die Cerebralcommissur, welche beide Cerebralganglien miteinander verbindet, verläßt die Ganglien an den Ecken, welche dem Ausgangspunkt der Cerebrovisceralcommissur gegenüber liegen, also oral und dorsal gelegen sind. Sie ist nicht ganz so stark wie letztere Commissuren und verändert ihre äußere Gestalt während ihres ganzen Verlaufs kaum. Zunächst wendet sie sich nach dem Austritt aus den Ganglien in leichter Neigung dorsalwärts, biegt dann bald nach innen um, läuft unter dem vorderen Adductor her und erscheint am Innenrande der Grenze zwischen Ober- und Unterlippe. Von dort nimmt sie ihren Weg zwischen Adductor und der oberen Decke des Oesophagus dicht hinter der Anwachsungsstelle der Oberlippe an jene (Fig. 4 *cc*). Daß von ihr weitere Nerven abgingen, war nicht festzustellen.

### 3. Die Cerebrovisceralcommissur.

(Fig. 1, 2, 3, 6, 11, 13. 14, 19 *cvc.*)

Die Cerebrovisceralcommissur entspringt am aboralen Ende des Cerebralganglions, biegt unmittelbar hinter ihrer Ursprungsstelle dorsalwärts um, so daß sie zur Längsachse des Ganglions einen stumpfen Winkel bildet, nimmt ihren Weg parallel zur Längsrichtung des Protractors dicht unter demselben oder — je nach der Lage des Ganglions — neben ihm her und dringt in die Mitteldarmdrüse (Leber) ein (Fig. 1, 2, 3 *cvc*). Dicht hinter ihrer Ursprungsstelle gibt sie einige schwache Nerven ab, die dorsal, ventral oder an der Außenseite entspringen können, ihren Weg nach der Körperoberfläche nehmen und dort sich im Protractor verlieren. Die Stärke dieser Nerven sowie ihre Anzahl schwankt bei den einzelnen Individuen sehr. Auf dem Weg durch die Mitteldarmdrüse entfernt sich die Commissur immer mehr von der Körperoberfläche; zugleich hat ihre Stärke beim Eintritt in jenes Organ etwas abgenommen. In der Mitteldarmdrüse selbst gibt sie außer mehreren feinen Nerven, bei denen jedoch weder ihr Ursprung noch ihre Anzahl und Lage konstant ist, und die in der Drüse sich verlieren, vornehmlich drei stärkere Äste ab. Diese dringen nach innen in letztere

ein und verzweigen sich in der Magenwand. Ein Nerv verläßt die Commissur kurz vor ihrem Eintritt in die Mitteldarmdrüse. Die beiden andern haben ihren Ursprung kurz vor deren Austritt aus der Drüse und zwar nahezu an derselben Stelle. Eine genauere Beschreibung dieser, so wie der andern Nebennerven der Commissur wird an späterer Stelle erfolgen (S. 449).

Während des ganzen Verlaufs der Commissur durch die Mitteldarmdrüse behält jene ihre aufwärts steigende Richtung bei und ändert sie erst vor ihrem Eintritt in die Region der Keimdrüsen allmählich, sodaß sie beim Durchgang durch dieselbe schließlich einen zu der Rückenseite des Tieres parallelen Verlauf nimmt (Fig. 1 *cvc*). Zugleich nähert sich der Nervenstrang der Körperoberfläche nach und nach wieder. Beim Durchtritt durch die Keimdrüsen zweigen sich auch hier mehrere feine Äste ab. Die Commissur selbst tritt, nachdem sie dicht über den Darm und den Porus genitalis hinweg ihren Weg genommen hat, beim Verlassen der Keimdrüsen unmittelbar unter die Körperhaut (Fig. 1, 13 *a*). Zugleich ist sie etwas dorso-ventral abgeplattet und breiter geworden. Sie nimmt jedoch beim Eintritt in das Bojanussche Organ wieder ihre drehrunde Gestalt an.

An jener Stelle will Moquin-Tandon ein viertes Ganglion entdeckt haben, welches er »Ganglion médian« nennt. Er hat ein homologes Ganglienpaar — später Parietalganglion genannt — bei *Dreissensia polymorpha* gefunden, wo es gut entwickelt ist. Nach seiner Schilderung liegt es ein wenig vor den Öffnungen der Geschlechtsdrüse und des Ureters. Es soll bei *Anodonta* verhältnismäßig viel kleiner als bei *Dreissensia* und schwer zu isolieren sein. Nur durch den Vergleich mit letzterer Muschel ist er zur Auffindung der Ganglien bei *Anodonta* gekommen. Babor, welcher das Centralnervensystem von *Dreissensia* beschrieben hat, ist es nicht gelungen, es bei den Unioniden wiederzufinden. Trotz genauester darauf verwendeter Sorgfalt in der Untersuchung vermochte ich nichts aufzufinden, was den ausgesprochenen Charakter eines Ganglions tragen könnte. Auch ist in der Entwicklung von *Anodonta* an dieser Stelle ein solches Ganglion noch niemals beobachtet worden. Vielleicht hat Moquin-Tandon jene Verbreiterung der Commissur, die auch Latter erwähnt, als Ganglion angesprochen.

Während beim Verlassen der Cerebralganglien die beiden Cerebrovisceralcommissuren durch Magen, Mitteldarmdrüse und Geschlechtsorgane voneinander getrennt sind, laufen sie beim Eintritt in den Bereich des Bojanusschen Organs dicht nebeneinander her und zwar lose eingebettet in einer Falte zwischen den beiden Hälften des Nieren-

sackes dicht unter dem Sinus venosus (Fig. 1, 13 *cvc*). In der Nähe des Ureters geben sie einige feinere Nerven in das Bojanussche Organ hinein ab, die beide Commissuren an deren Innenseite verlassen. Die Außenseite, d. h. die den Kiemen zugewandte Seite, der beiden hinteren Retractoren passieren sie unter einem ziemlich stumpfen Winkel zu deren Längsrichtung. Nach dem Verlassen der Retractoren ist ihre Entfernung voneinander etwas größer geworden. Diesen Abstand halten sie bis zum Eintritt in das Visceralganglion (Fig. 1 *vg*) bei, währenddessen sie sich dem Boden des Bojanusschen Organs nähern und noch einige feine Seitenäste abgeben; bis sie in die Höhe des Visceralganglions kommen. Ehe sie in dieses eintreten, nehmen sie allmählich um ein Drittel ihrer gewöhnlichen Dicke zu (Fig. 11 *cvc*).

### 4. Die Mantelnerven.

Die Gruppe der Nerven, welche am ventralen Vorderende des Cerebralganglions entspringen, die Mantelfläche oder den vorderen Schließmuskel durchlaufen und dann in den Mantelrand eindringen, faßt Duvernoy als Zweige eines einzigen Nerven (Nervus pallialis anterior) auf. Keber bezeichnet sie als vom Ganglion ausgehende Einzelnerven. Für letztere Auffassung spricht der Umstand, daß die Nerven sich von keinem noch so kurzen, gemeinsamen Stamm abzweigen, der als Nerv das Ganglion verläßt. Dagegen entspringen sie einer Vorwölbung des Ganglions, die, wie jenes, orangefarben tingiert und auch in keiner Weise gegen das Ganglion abgegrenzt ist (Fig. 2*a*, 2*b*, 3, 5). Dieser Nervenkomplex läßt in der Regel drei Hauptstämme unterscheiden. Sie können, von vorn nach hinten gerechnet, mit Nervus pallialis anterior I, II, III (Fig. 2, 3, 4, 5 *npaI*, *II*, *III*) bezeichnet werden. Außerdem gehen vom aboralen Teil des Ganglions zwei weniger starke Nerven ab, von denen der stärkere Duvernoy und Keber bekannt war. Sie mögen Nervus pallialis anterior minor I bzw. II genannt werden (Fig. 2, 3, 5 *npamI*, *II*).

#### Nervus pallialis anterior I (Fig. 2, 3, 4, 5 *npaI*).

Der erste der drei größeren Mantelnerven (Nervus pallialis anterior I) entspringt am oralen Ende des Ganglions aus der Ecke, die ventralwärts vom Ausgangspunkt der Cerebralcommissur liegt und ist mitunter fast ebenso stark wie diese (Fig. 2 *npaI*). Gegen jene divergiert er etwas nach außen hin, d. h. nach der Körperoberfläche zu, und teilt sich darauf meistens in zwei bis drei stärkere Äste. Letztere dringen in den vorderen Adductor ein, bleiben aber in der Nähe der

Oberfläche und können sich dann in verhältnismäßig starke Zweige teilen, die häufig miteinander durch weit schwächere Fäden in Verbindung stehen. Diese Äste verlassen darauf den Muskel wieder und

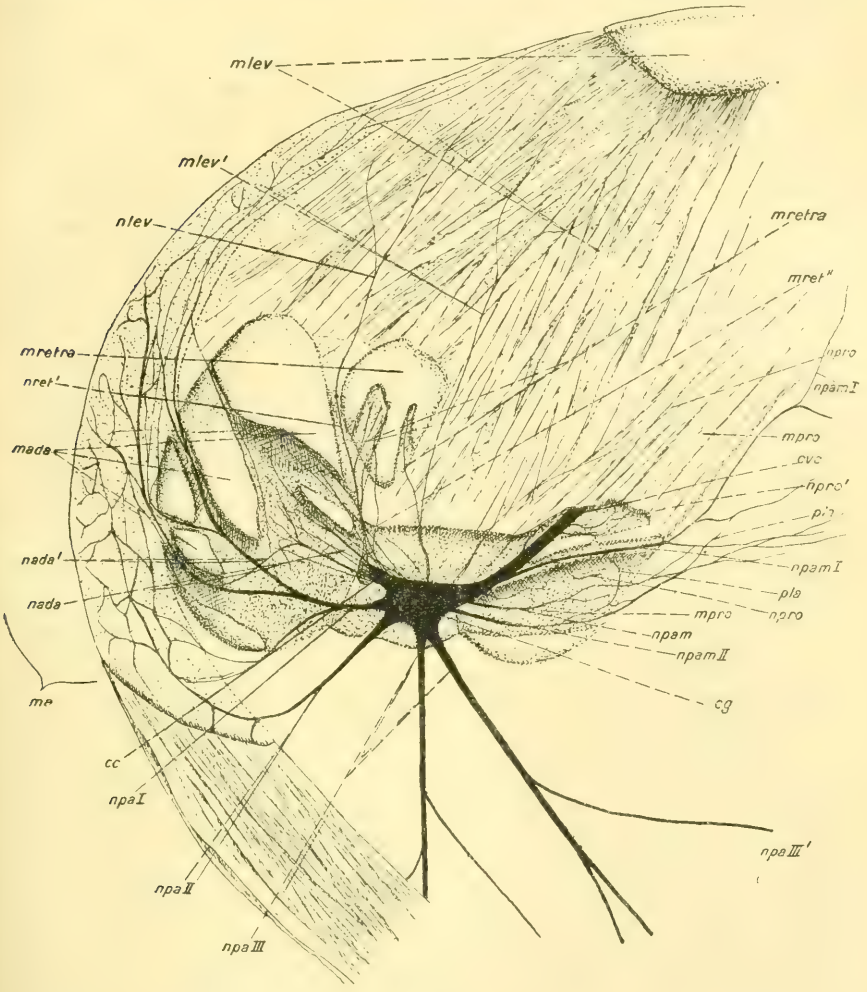



Fig. 3.

Vorderer, über der Leber festgewachsener Teil des Mantels mit Mantelrand. Cerebralganglien und Nerven, die nicht auf der Oberfläche verlaufen, freigelegt. (Erklärung der Buchstaben siehe Seite 469.)

treten in den dem vorderen Adductor vorgelagerten Teil des Mantelrandes ein, nachdem besonders die am meisten dorsalwärts gelegenen Zweige sich während des Weges so weit dorsalwärts gedreht haben,

daß sie beim Austritt aus dem Muskel mit der Längsrichtung des Mantelrandes einen spitzen Winkel bilden (Fig. 3 *npaI*). Die ventralwärts gelegeneren Verästelungen halten mehr ihre ursprüngliche Richtung bei und streifen das ventrale Ende des Muskels. Dann endigen sie ebenfalls im Mantelrand.

Nervus pallialis anterior II (Fig. 2, 3, 4, 5 *npaII*).

Der zweite Mantelnerv (Nervus pallialis anterior II) verläßt das Ganglion dicht ventral vom ersten Mantelnerven, mit welchem er nicht selten eine kurze Strecke zusammenläuft (Fig. 4 *npaII* rechts). In vielen Fällen jedoch ist er von Anfang an von letzterem getrennt (Fig. 3 *npaII*). Er dringt ziemlich selten durch den Adductor und nimmt dann, wie es auch die Äste des ersten Mantelnerven tun, im Muskel eine abgeplattete, bandförmige Gestalt an. Sonst läuft er dicht ventral an jenen vorbei und hat dann, wie alle Nerven in der Mantelfläche, einen rundlichen Querschnitt. Er begibt sich in den vorderen Teil des Mantelrandes, der sich ventral an die dem Adductor vorgelagerte Region anschließt, in seiner Längsrichtung aber noch dorso-ventral verläuft (Fig. 3 *npaII*).

Nervus pallialis anterior III (Fig. 2, 3, 4, 5 *npaIII*).

Der dritte Mantelnerv (Nervus pallialis anterior III) verläßt das Cerebralganglion an dessem ventralen Rande zwischen der Cerebrovisceralcommissur und dem zweiten Mantelnerv (Fig. 2, 3, 4 *npaIII*). Sein Verhalten an der Ursprungsstelle ist ein verschiedenes:

Entweder verläuft er nach seinem Austritt aus einer Hervorbuchtung des Ganglions eine mehr oder weniger lange Strecke ungeteilt, wobei er so stark wie die Cerebralcommissur werden kann, und gabelt sich dann in zwei gleich starke Äste, (Fig. 2, 4 rechts, 5 *npaIII*) oder es entspringen einer breiten Basis des Ganglions zwei getrennte, ebenfalls gleich starke Nerven (Fig. 3, 4 links, *npaIII*). Beide Fälle können bei einem und demselben Tier an der rechten und linken Seite vorkommen. Jedoch ist der erste Fall häufiger als der zweite.

Beide Nervenäste nehmen ihren Weg ventralwärts und etwas schräg nach hinten, wobei sie unter einem spitzen Winkel divergieren (Fig. 5 *npaIII*). Während sie anfangs mehr der Innenfläche des Mantels genähert sind, treten sie auf ihrem Wege, währenddessen sie stetig an Dicke zunehmen, mehr und mehr an die Außenfläche, so daß sie in der Nähe der vorderen, ventralen Region des Mantelrandes dicht unter dem Epithel liegen. Sie geben nun verschiedene Seitenäste ab

und können untereinander durch solche verbunden sein. Die stärkeren von ihnen gehen in jenen Teil des Mantelrandes, während feinere Fäden sich in der Mantelfläche verzweigen. Doch tritt konstant nur ein Seitenzweig (Fig. 3, 5 *npaIII'*) auf, der von dem hinteren der beiden Hauptäste abgeht, aboralwärts läuft und sich allmählich dem mittleren Teil des ventralen Mantelrandes nähert, wo er unter einem spitzen Winkel zu dessen Längsrichtung in diesen eintritt (Fig. 5 *npaIII'*). Diese Stelle kann nicht selten im hinteren Drittel jener ventralen Mantelrandregion liegen.

Nervus pallialis anterior minor I (Fig. 2, 3, 5 *npamI*).

Der erste der schwächeren Mantelnerven (Nervus pallialis anterior minor I) tritt mitten aus der Außenfläche des Ganglions, die der Körperoberfläche zugewandt ist, hervor und zwar in der Nähe des Ursprungs der Cerebrovisceralcommissur (Fig. 2*a npamI*). Er ist der stärkere der beiden kleineren Mantelnerven und hat mit dem zweiten schwächeren Mantelnerven (Nervus pallialis anterior minor II) gemeinsam, daß er sich vornehmlich in dem vorderen, genau aboral vom Cerebralganglion gelegenen Teil der Mantelfläche ausbreitet und mit dem Mantelrand höchstens dadurch in Verbindung steht, daß er Seitenäste zu dem dritten Mantelnerven (Nervus pallialis anterior III) direkt oder zu dessen Nebenzweigen hin sendet (Fig. 5 *npamI*). Er verläuft zunächst parallel mit der Cerebrovisceralcommissur, sogar vielfach über sie hin, biegt aber bald aboralwärts um und durchläuft den Protractor in der Nähe seiner Ansatzstelle an die Schale (Fig. 3 *npamI*). Nach dem Verlassen des Muskels tritt er mit dem zweiten kleineren Mantelnerven (Nervus pallialis anterior minor II) durch einen Nervenplexus in Verbindung. Dieser Plexus (Fig. 3, 5 *pla*) befindet sich an der Anwachsungsstelle des äußeren Mundsegels an den Mantel und hat auch meistens dieselbe Ausdehnung wie jene Ansatzstelle. Im übrigen ist es ein lockeres und in seinen Einzelheiten variables Geflecht. Nach dem Verlassen des Geflechts wendet der Nerv sich etwas dorsalwärts, schlägt dann wieder die ursprüngliche Richtung ein und innerviert die eben erwähnte Region der Mantelfläche.

Er gibt auch mehrere Äste ab, die in ihrer Mehrzahl und in ihrer Hauptrichtung aboralwärts verlaufen. Darunter zweigt sich einer, der konstant ist, in der Regel kurz nach dem Austritt des Hauptnerven aus dem Retractor ab, wendet sich dorsalwärts und verläuft an der Grenze der freien Mantelfläche und des Teiles, der die Leber bedeckt (Fig. 3, 5 *npamI'*). Andre Nebenäste, deren Zahl und Verlauf jedoch

variabel ist, verzweigen sich hauptsächlich in der Region der freien Mantelfläche, die ventral von dem Innervationsgebiet jenes Nebenastes gelegen ist.

Nervus pallialis anterior minor II (Fig. 2, 3, 5 *npamII*).

Einen ähnlichen Verlauf nimmt der zweite der kleineren Mantelnerven (Nervus pallialis anterior minor II). Er entspringt unterhalb (ventral) von der Ansatzstelle des ersten kleineren Mantelnerven (Nervus pallialis anterior minor I) an der ventralen Kante des Cerebralganglions (Fig. 2, 3 *npamII*). Seine Ursprungsstelle kann auch etwas nach der einen oder der andern größeren Fläche des Ganglions hin verschoben werden. Er nimmt seinen Weg direkt aboralwärts und behält diese Richtung im allgemeinen bei. Kurz nach seinem Austritt durchdringt er ebenfalls den Protractor, entfernt sich jedoch noch weiter von dessen Oberfläche, welche der Schale zu gewandt ist, als der andre Nerv (Fig. 3 *npamII*). Zuweilen unterkreuzt er jenen und verläuft dann eine Strecke dorsal von diesem (Fig. 5 *npamII*). Hinter dem Muskel wird er, wie vorhin erwähnt wurde, mit ersterem Nerv durch einen Nervenplexus verbunden. Nachdem er sich von dem Geflecht wieder losgelöst hat, läuft er noch eine kurze Strecke in den Mantel hinein und verzweigt sich in derselben Region, die der andre kleinere Mantelnerv innerviert. Aber er kann nicht weit verfolgt werden, da seine Zweige teils von den Verästelungen des andern Nerven, welcher der stärkere von den beiden ist, bald aufgenommen werden, teils sich im Mantel verlieren. Im ganzen läuft er nicht weit über die Ansatzstelle der Mundsegel an den Mantel hinaus.

Außer diesen beiden Nerven kann hin und wieder noch ein dritter hinzutreten, der zwischen den beiden andern das Ganglion verläßt, ebenfalls sich aboralwärts wendet, den Protractor durchbricht und schließlich mit dem Nervengeflecht der beiden andern verschmilzt (Fig. 3, 2*a npam'*). Er ist aber durchaus nicht regelmäßig zu finden und dann auch nur bedeutend schwächer als die beiden übrigen Nerven.

### 5. Die Muskelnerven.

Die der Körperoberfläche zugewandte Seite des Cerebralganglions sowie die Cerebrovisceralcommissur sind die Ursprungsstellen einer Anzahl von feineren und stärkeren Nerven, welche die Muskulatur am vorderen Teil des Tieres versorgen. In ihrer Anzahl ziemlich variabel, lassen sie sich doch in drei Gruppen unterscheiden, von denen eine jede ihr besonderes Gepräge hat. Es sind dieses die Gruppen

der Adductornerven (Nervi adductoris anterioris), der Nerven für den vorderen Retractor (Nervi retractoris anterioris), den Protractor (Nervi protractoris) und den Levator (Nervi levatoris).

### Nervi adductoris anterioris (Fig. 2, 3 *nada*).

Die Gruppe der Schließmuskelnerven (Nervi adductoris anterioris), deren Anzahl beträchtlich, aber variabel ist, verläßt das Ganglion an seiner der Körperoberfläche zugewandten Seite hinter der Ursprungsstelle der Cerebralcommissur (Fig. 2*a nada*). Von diesen läuft der größte Teil oralwärts und der Anfangsrichtung jener Commissur parallel, wobei er sich der Körperoberfläche etwas nähert, ohne sie zu erreichen, und dringt in den Adductor ein. Die einzelnen Nerven dieser Gruppe sind nicht gleich stark; sondern inmitten einer größeren Zahl gleich zarter Nerven befinden sich in der Regel einige stärkere Äste, die sich aber, im Adductor angekommen, bald in feinere Zweige zerteilen. Dabei kann es vorkommen, daß der eine oder der andre Nebennerv sich mit einem Ast des ersten vorderen Mantelnerven (Nervus pallialis anterior I) vereinigt, wobei der zunächst liegende Ast jenes Nerven überschlagen werden kann (Fig. 3 *nada'*). Die übrigen in den Muskel eingedrungenen Nerven der Gruppe verlassen ihre ursprüngliche Richtung auf die Körperoberfläche zu und wenden sich, im Muskel angekommen, nach innen, um sich dort in die feinsten Ästchen zu verzweigen.

### Nervi retractoris anterioris et levatoris (Fig. 2, 3, 5 *nretra*, *nlev*).

Aus der vorhin erwähnten Gruppe lösen sich einige Äste los, die nicht in den Adductor eindringen, sondern sich dorsalwärts wenden und sich der Körperoberfläche immer mehr nähern, bis sie schließlich ganz dicht unter den Muskelzügen des Levators herlaufen, welche von seiner Ansatzstelle an die Schale aus über den festgewachsenen Teil der vorderen Mantelfläche ausstrahlen. Von diesen Nerven (Nervi retractoris anterioris et levatoris) läuft gewöhnlich ein Zweig durch die rinnenartige Vertiefung zwischen Adductor und Retractor und kann in letzteren hinein einige feinere Zweige abgeben (Fig. 3 *nret'*). Außerdem empfängt der Retractor noch Nerven, die unmittelbar aus jener Gruppe kommen (Fig. 3 *nret''*). Der Hauptast (Fig. 3 *nret'*) verbreitet sich, nachdem er zwischen beiden Muskeln hindurchgegangen ist, über den eben erwähnten vorderen Teil der muskulösen Körperoberfläche, wobei er mit seinen Verzweigungen bis an den dorsalwärts

gelegenen Teil der oralen Mantelrandregion reichen kann. Ein andrer Ast, der ziemlich in der Mitte des Ganglions seine Ausgangsstelle hat und ebenfalls zwischen die Muskelzüge des Levators tritt, löst sich sehr bald nach dem Verlassen des Ganglions aus dem Verband der übrigen Nervenzüge und zieht dorsalwärts aboral an dem Retractor vorbei (Fig. 3 *nlev'*). Seine Verzweigungen, die aber nicht konstant sind, können sowohl in den Retractor, als auch zwischen die Muskelzüge des Levators eindringen. Er innerviert das Gebiet zwischen Protractor und dem Innervationsgebiet des ersten Astes. Zu diesen beiden, dorsalwärts verlaufenden Nerven können auch noch ein oder zwei andre hinzutretən, die dann einen ähnlichen Charakter in ihrem Verlauf zeigen, aber durchaus nicht konstant sind.

Nervi protractoris (Fig. 2, 3 *npro*).

Die Gruppe der Nerven, die für den Protractor bestimmt sind, bildet höchstens eine physiologische Einheit. Ein Teil der Protractornerven hat dieselbe Ursprungsstelle wie die Nerven der übrigen vorderen Muskelpartien, nämlich an der der Körperoberfläche anliegenden Seite des Cerebralganglions (Fig. 2*a*, 3 *npro*). Sie können sogar mit diesen aus einem gemeinsamen Stamme hervorgehen. Sie wenden sich ebenfalls dorsalwärts und streben auf ihrem Wege der Körperoberfläche zu. Sie laufen zwischen den Muskelzügen des Protractors her, welche sich von der Ansatzstelle an die Schale nach der Dorsalseite hinziehen (Fig. 3 *npro*). Andre Protractornerven — gewöhnlich zwei bis drei — entspringen der Cerebrovisceralcommissur. Sie wenden sich ebenfalls dorsalwärts, ziehen sich aber mehr zwischen den dem Mantel anliegenden Muskelzügen hindurch (Fig. 3 *npro'*). Diejenigen Äste, die vorzugsweise die Ansatzstelle des Protractors an die Schale innervieren, sind sehr zarte und kurze Nebenzweige der kleineren Mantelnerven (Nervus pallialis anterior minor I, II). Im übrigen sind alle jene Nerven an Zahl und in ihrem Verhalten ziemlich variabel.

### 6. Die Nerven der Mundsegel und der Lippen.

Der Mundsegelnerv (Fig. 2, 4 *nab*).
(Nervus appendicis buccalis.)

An der ventralen Kante des Cerebralganglions, hinter der Abzweigungsstelle der Cerebropedalcommissur, tritt ein Nerv aus, welcher sofort seinen Weg aboralwärts nimmt (Nervus appendicis buccalis) (Fig. 2*b* *nab*). Anfänglich läuft er an der Grenze zwischen Fuß und dem inneren Mundsegel entlang. Später tritt er in die Mundsegel ein und

zwar zieht er sich längs der zusammengewachsenen Ränder derselben hin (Fig. 4 *nab*). Dort vereinigt er sich mit einem Nervenplexus, welcher, seiner Lage und seinem Verlaufe nach, Plexus appendicis buccalis et labialis benannt werden kann. Das Verhalten des Nerven ist ein verschiedenartiges. In den meisten Fällen tritt er als ein ziemlich starker Ast aus, der sich bald in zwei Zweige gabelt (Fig. 2*b*, 4 links, *nab*). Seltener verlassen das Ganglion an der entsprechenden Stelle mehrere

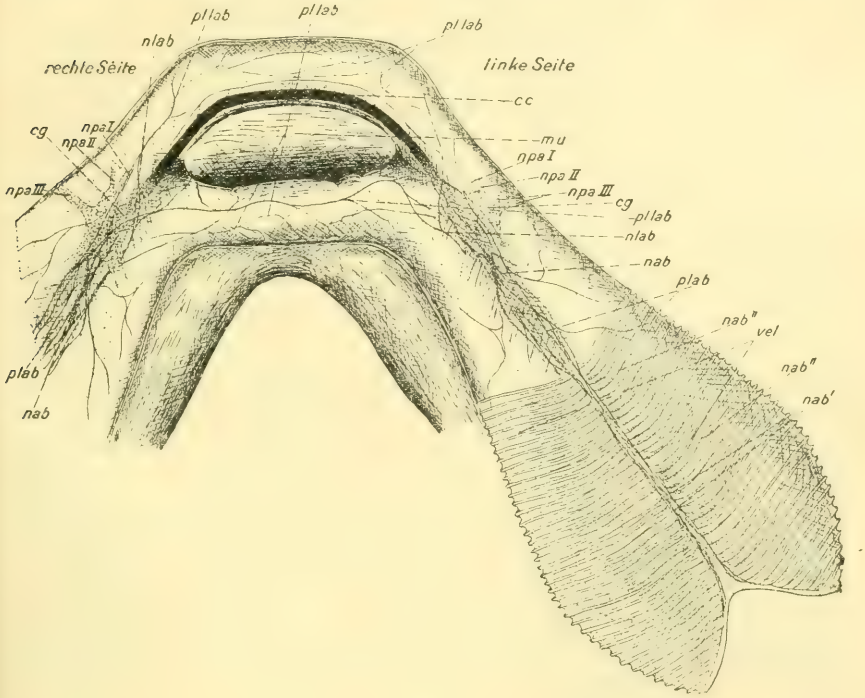



Fig. 4.

Lippen und aufgeklapptes linkes Mundsegelpaar, von unten gesehen. Cerebralcommissur frei gelegt. (Erklärung der Buchstaben auf Seite 469.)

Nerven, die untereinander einen Plexus bilden, dann aber zu einem einzigen Nerv verschmelzen (Fig. 4 *nab*, rechts). Dieser löst sich dann wieder in einige Äste auf.

### Der Lippennerv (Fig. 2, 4 *nlab*). (Nervus labialis).

Dem Mundsegelnerven gegenüber, also oralwärts von der Abzweigungsstelle der Cerebropedalcommissur sondert sich der Lippennerv (Nervus labialis) ab. (Fig. 2*b nlab*). Er hat ungefähr dieselbe

Beschaffenheit und fast dieselbe Stärke wie jener Nerv und teilt sich, nachdem er seinen Weg oralwärts genommen hat, in Zweige, die in die Unter- und Oberlippe eindringen, wo sie sich mit dem Plexus appendicis buccalis et labialis vereinigen.

### Das Nervengeflecht der Mundsegel und der Lippen (Fig. 2, 4 *plab* et *lab*). (Plexus appendicis buccalis et labialis.)

Der Plexus appendicis buccalis et labialis zieht sich längs der ganzen Verwachsungsfläche der Mundsegel untereinander und an Fuß und Mantel hin. Er setzt sich bis in die Lippen hinein fort und besteht aus einer Reihe feinerer und stärkerer Äste, die in gleicher Richtung verlaufen und vornehmlich über den Cerebralganglien miteinander verschmelzen. Die Hauptmasse liegt in der Falte zwischen beiden Mundlappen; doch geht ein Teil nach außen zu in den Mantel über an dessen Verwachsungsstelle mit den Mundsegeln und vereinigt sich mit dem Nervenplexus, der sich zwischen den beiden kleineren Mantelnerven (Nervus pallialis anterior minor I, II) ausbreitet (Fig. 5 *pla*). In dem Geflecht, welches zwischen den aufgeklappten Mundsegeln in Fig. 4 sichtbar ist und sich dicht über dem Ganglion hinzieht, bemerkt man zwei stärkere, ungefähr parallel zueinander verlaufende Nervenstränge, die, aus einer Anzahl sehr feiner und dicht nebeneinander liegender Fäden bestehend, sich nach dem hinteren Ende der Mundsegel hin verjüngen und schließlich, an den einander zugekehrten Rändern der freien hinteren Abschnitte der Mundsegel laufend, bis in deren Spitzen vordringen (Fig. 4 *nab'*). In der Höhe des Cerebralganglions treten sie, entweder miteinander zu einem sehr kurzen Stamm vereinigt oder getrennt aus jenem aus (Fig. 2*b* *nab'*). An derselben Stelle des Ganglions können eine Reihe sehr feiner Nerven austreten, von denen die einen die Lippen innervieren, die andern aboralwärts laufen und in den Mundsegelplexus (Plexus appendicis buccalis) eintreten. Jene beiden kräftigeren Stränge senden zwischen jede Lamelle der Mundsegel einen äußerst feinen, sehr schwer sichtbaren Nerv hinein (Fig. 4 *nab''*). Außerdem dringen in den glatten, vorderen Abschnitt der Mundsegel eine Anzahl feinerer Äste ein, welche teils jenen beiden Nervensträngen entspringen, teils von dem übrigen Geflecht des Mundsegelplexus (Plexus appendicis buccalis) stammen und öfters in den mit Lamellen versehenen Abschnitt eindringen, im übrigen aber variabel sind.

Nachdem jener Plexus über das Ganglion hin oralwärts sich ge-

zogen hat, teilt er sich in zwei Gruppen von Nerven, von denen die eine in die Unterlippe eindringt, die andre die Oberlippe versorgt. Der

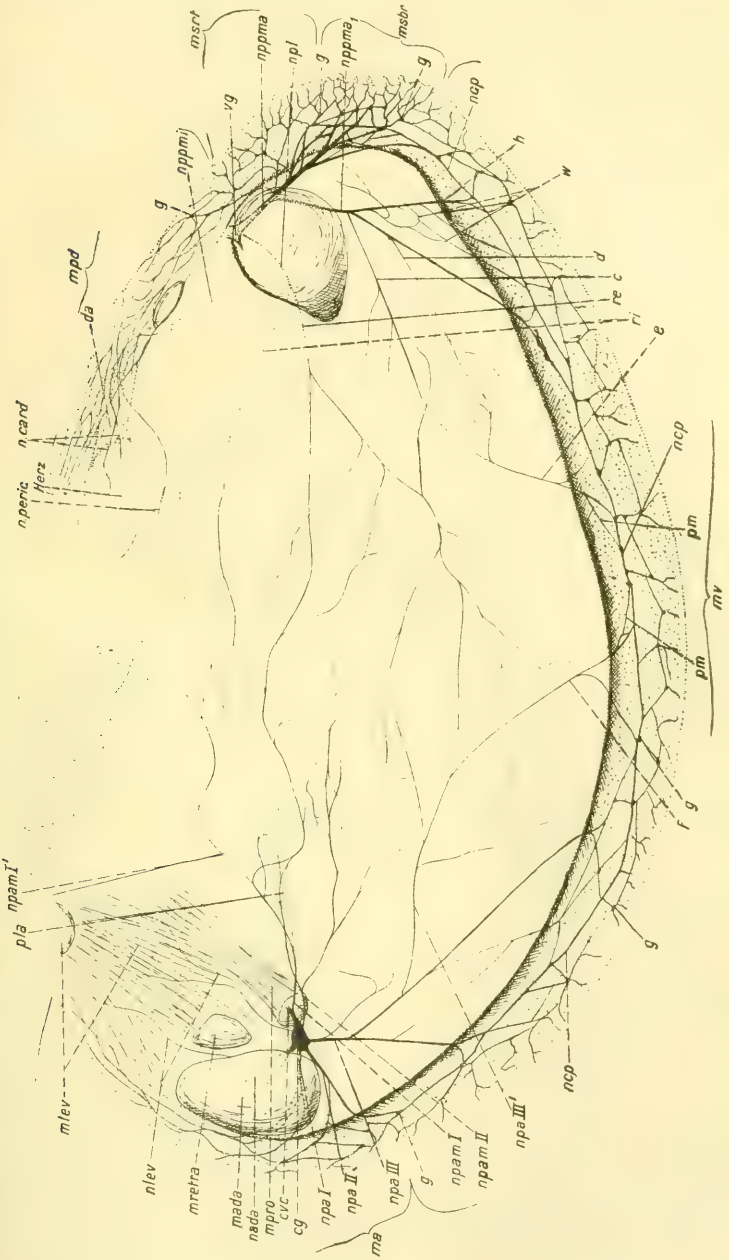



Fig. 5. Linke Mantelfläche mit aufpräpariertem Mantelrand. (Erklärung der Buchstaben auf Seite 469.)

Plexus geht also in den Plexus labialis über (Fig. 4 *pl lab*). An jener Trennungsstelle empfängt dieser die Verzweigungen des Lippennerven (Nervus labialis). Das Nervengeflecht, welches sich über die Lippen hin verbreitet, befindet sich ziemlich dicht an der Oberfläche. Es besteht aus einer Anzahl feinerer Nerven, zwischen denen sich einige stärkere Äste befinden, und ist weit lockerer als der Mundsegelplexus (Plexus appendicis buccalis). Dieses, sich um den Mund herumziehende Nervengeflecht (Plexus labialis) bildet demnach einen unpaaren Plexus, der rechts und links von der Mundöffnung mit den Nervensträngen der beiden Mundsegelpaare zusammenhängt.

### 7. Die Cerebropedalcommissur.

(Fig. 1, 2, 6, 8, 9, 10 *cpc*.)

Die Cerebropedalkommissur entspringt, wie schon früher erwähnt wurde, an der dorsalwärts gelegenen Vorbuchtung des Cerebralganglions, die aber nach innen und ventralwärts umgebogen ist (Fig. 2*a*, 2*b*, 6 *cpc*). Die Commissur schlägt daher nach ihrem Austritt sofort die Richtung nach dem Fuß zu ein. Sie ist ungefähr so stark wie die Cerebrovisceralcommissur und hat im allgemeinen einen runden Querschnitt. Nach dem Verlassen des Cerebralganglions wendet sie sich schräg nach hinten und behält diese Richtung im großen und ganzen bei (Fig. 8 *cpc*). Anfänglich liegt sie dicht unter der Oberfläche, so daß man sie deutlich durch die Körperhaut durchschimmern sieht, wenn man das Mundsegelpaar zurückklappt. Bald darauf begibt sie sich aber immer

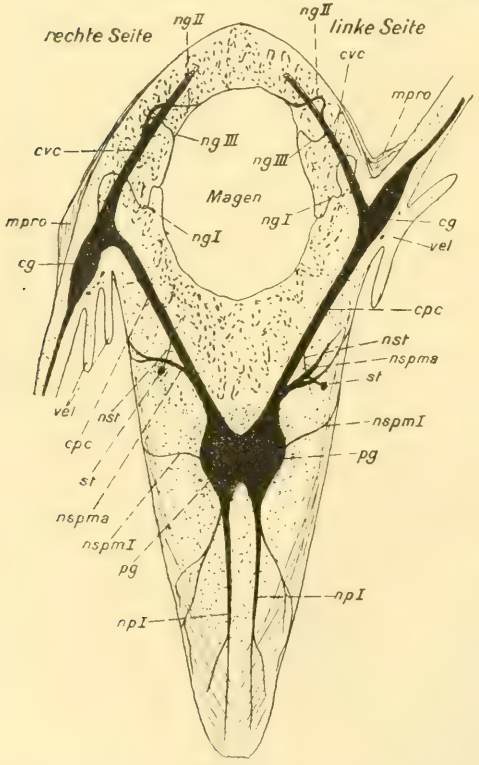



**Fig. 6.**

Schema eines Querschnittes durch den vorderen Teil des Tieres. Die dem Schnitt benachbarten Nerven sind in die Schnittebene projiziert. (Erklärung der Buchstaben auf Seite 469.)

mehr in die Tiefe, wobei sie zunächst durch die Fußmuskulatur dringt. Beim Passieren der ungefähr zu ihrer Längsrichtung parallel verlaufenden Muskelbündel plattet sie sich ein wenig ab und stellt sich so ein, daß ihre vordere schmale Kante etwas nach innen zu liegen kommt. Sie nimmt jedoch ihre drehrunde Gestalt wieder an, wenn sie in die Region der Keimdrüsen eintritt. Dort läuft sie ungefähr vom zweiten Drittel ihres Weges an bis zum Eintritt in ein Pedalganglion. Ein bemerkenswerter Nebenast der Commissur ist der Nervus statocysticus, der Nerv, welcher die Statocyste, das Gleichgewichtsorgan des Tieres, zu innervieren hat (Fig. 8, *nst*). Die übrigen Nerven der Commissur sind an späterer Stelle (S. 418) beschrieben.

### Der Nervus statocysticus und die Statocyste (Fig. 6, 7, 8 *nst*, *st*).

Die Innervierung der beiden Statocysten, die zu einander symmetrisch im Fuß liegen, wurde richtig zuerst von Simroth erkannt. Entdeckt wurde das Organ von v. Siebold im Jahre 1838, der es damals als ein rätselhaftes Organ beschrieb. 1841 erkannte er die Statocyste als ein Gehörorgan. Über dessen Innervierung war man bei den Lamellibranchiaten lange im unklaren. So bildet Duvernoy von *Unio* eine Statocyste ab, die vom Pedalganglion innerviert wird und nimmt dieselben Verhältnisse bei *Anodonta* an. Abgesehen von der falschen Angabe der Innervation ist das Größenverhältnis zwischen Pedalganglion und Statocyste unrichtig und die Lage der beiden Organe zueinander so ungenau angegeben, daß sie den wirklichen Verhältnissen bei *Unio* und *Anodonta* keineswegs entsprechen. Eine sehr richtige und genügend genaue Beschreibung hiervon, die dazu noch brauchbare praktische Winke zur Auffindung der Statocyste und ihres Nerven durch die Lupe gibt, ist in der Abhandlung von Simroth »Über die Sinnesorgane unsrer einheimischen Weichtiere« (Zeitschr. f. wiss. Z. Bd. XXVI) enthalten.

Wie letzterer erkannt hat und wie ich es nach meinen Befunden ergänzend darstelle, zweigt der Nerv zur Statocyste, der nicht, wie früher, Nervus acusticus oder otocysticus, sondern Nervus statocysticus heißen möge, von der Cerebropedalcommissur vor deren Eintritt in das Pedalganglion ab und nimmt seine Richtung nach hinten zu (Fig. 8 *nst*), Hierbei nähert er sich etwas der Oberfläche (Fig. 6 *nst*). Dieser sehr zarte Nerv läßt sich, wie Simroth nachgewiesen hat und wie es jetzt allgemein anerkannt ist, innerhalb der Cerebropedalcommissur bis in das Cerebralganglion hinein verfolgen. Der Stato-

cystennerv muß somit als zu jenem Ganglion gehörend betrachtet werden und ist deshalb auch an dieser Stelle beschrieben.

Die Lage der Statocyste, die somit vom Cerebralganglion aus innerviert wird, ist keineswegs bei allen *Anodonten* die gleiche. Es läßt sich nur soviel sagen, daß jene dorsalwärts vom Pedalganglion in der Nähe seiner vorderen Hälfte gelegen ist. Vielfach ist ihre Lage so bestimmt, daß die Linie, welche die Entfernung der Statocyste von der Eintrittsstelle der Cerebropedalcommissur in das Pedalganglion angibt, mit der Längsachse des Ganglions ungefähr einen rechten Winkel mit gleich langen Schenkeln bildet (Fig. 8 *st*). Außerdem liegt sie ungefähr in gleicher Tiefe wie die Außenfläche des Pedalganglions, wo sie zwischen den Keimdrüsen liegt, von Bindegewebe umhüllt (Fig. 8 *st*). Unter der Lupe erscheint sie bei einem frischen Objekt als ein etwas trübes, graues, kugeliges Gebilde von etwa 0,2 mm Durchmesser. Es ist deutlich zu sehen, wie der hinzutretende Nerv unmittelbar vor Eintritt in das Organ sich fächerförmig ausbreitet. Der Statolith, aus kohlensaurem Kalk bestehend, schwebt in der Mitte des Bläschens und hat ungefähr ein Drittel des Kugeldurchmessers. Er erscheint bei auffallendem Licht als ein glasheller, kugelförmiger Körper von gelblicher Färbung, der in der Mitte dunkel ist, dagegen am Rande das Licht stark reflektiert. Behandelt man das Objekt für die Präparation der Nerven mit Salpetersäure, so wird die Statocyste weißlich, undurchsichtig und schrumpft etwas ein, während der Statolith aufgelöst wird. Von seiner Umgebung hebt sich dann das Organ etwas schärfer ab.

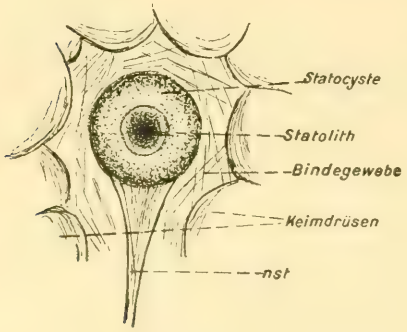



Fig. 7.
Statocyste.

## II. Das Pedalganglion und seine Nerven.

### 1. Das Pedalganglienpaar.

(Fig. 1, 6, 8, 9, 10 *pg*.)

Die Lage der Pedalganglien im Fuß läßt sich folgendermaßen feststellen: Man denke sich von den Cerebralganglien bis zu der Stelle, wo die Unterseite des Fußes hinten dorsalwärts umbiegt, durch den Fuß eine gerade Linie gezogen und diese in drei gleichgroße Abschnitte

zerlegt. Gegen Ende des ersten Abschnitts, vom Cerebralganglion aus gerechnet, trifft sie das Pedalganglienpaar, und zwar ist dessen Längsachse mit der Geraden ungefähr gleichgerichtet (Fig. 1, 8, 10 *pg*).

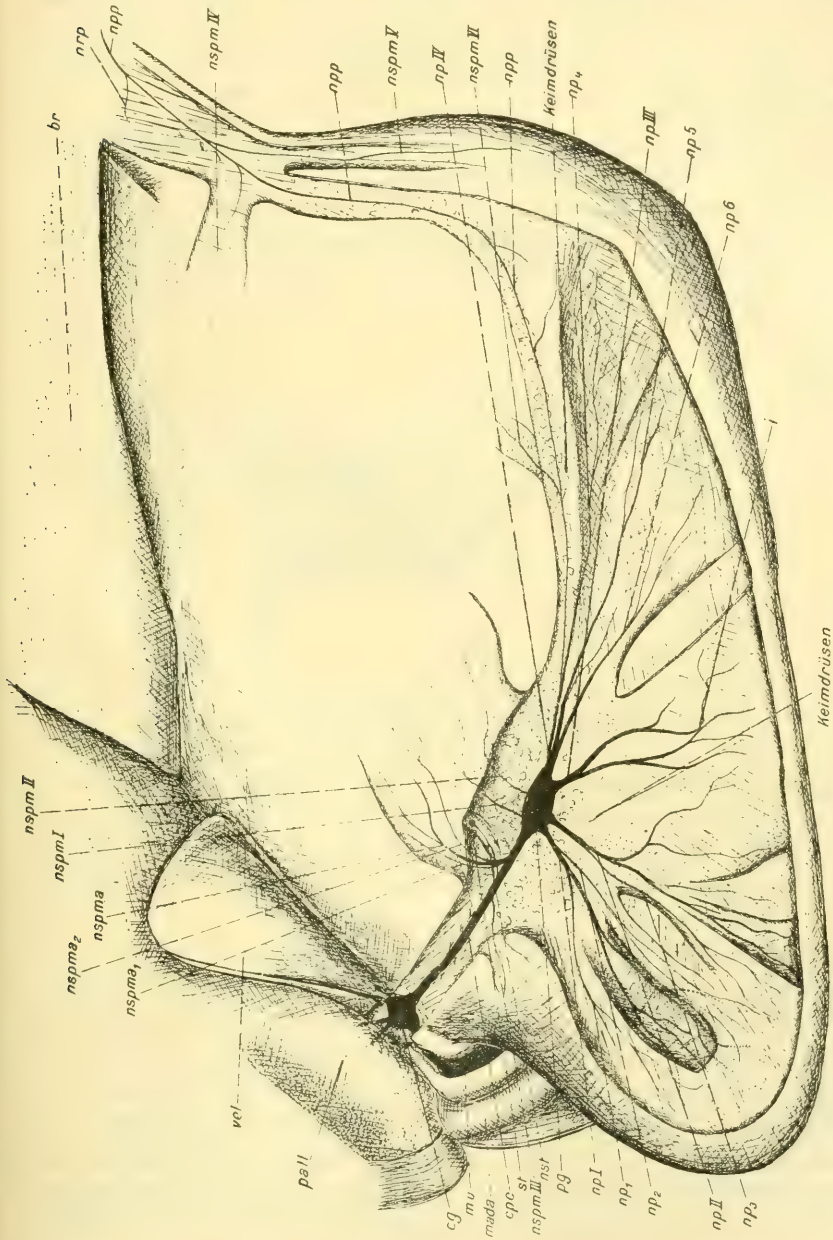



Fig. 8.
Die Innervation des Fußes. (Erklärung der Buchstaben auf Seite 469.)

Diese beiden Ganglien liegen unmittelbar nebeneinander und sind von der rechten und linken Fußoberfläche gleich weit entfernt (Fig. 6 *pg*). Sie sind ziemlich dicht dorsal von der Fußarterie zu finden (Fig. 10 *pg*), umgeben von Bindegewebe, das wiederum in den Geschlechtsapparat eingebettet ist (Fig. 6 *pg*). Von den Ganglien des Tieres sind sie am dunkelsten pigmentiert. Beim frischen Objekt haben sie eine rötlich-orangene Färbung.

Die Ganglien messen in ihrer Längsausdehnung ungefähr 2 mm, sind von walzenförmiger Gestalt und verjüngen sich nach den Enden zu. Ihr Querdurchmesser beträgt in der Mitte ungefähr ein Drittel ihrer Länge (Fig. 9). Während die der Körperoberfläche zugewandten Seiten, d. h. die Außenseiten, in der Mitte ein wenig eingebuchtet sind,

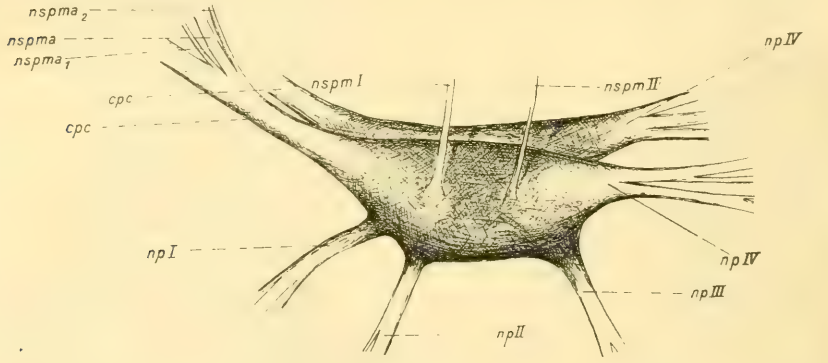



Fig. 9.
Das Pedalganglion. (Erklärung der Buchstaben auf Seite 469.)

wölben sich die Innenseiten an der entsprechenden Stelle vor und bilden so zwei stumpfe Kegel, deren Spitzen miteinander verschmelzen (Fig. 6 *pg*). Die Ganglien sind somit in der Mitte miteinander verwachsen, divergieren aber an ihren Enden um einen spitzen Winkel nach außen (Fig. 9).

Die von den Pedalganglien ausgehenden Nerven sind zuerst von Mangili, welcher jenes Ganglienpaar unabhängig von Rathke, d. Ä., entdeckt hat, beschrieben worden. Aber er erkannte ihren Verlauf nicht und hielt sie für Eingeweidenerven. Als Nerven, welche die ventralen Muskelmassen des Fußes und dessen Oberfläche innervieren, erkannten sie gleichzeitig Duvernoy und Keber. Duvernoy beschreibt vier Stämme, welche einem jeden Ganglion entspringen; darunter einen zarteren Ast für die Seitenwand des Fußes und zwei Stämme für die ventralwärts vom Ganglion gelegene Muskulatur. Da er jenem

zweiten und dritten Fußmuskelnerv jede Verzweigung abspricht, so waren ihm diese unbekannt geblieben. Einen vierten Zweig, welcher am aboralen Ende des Ganglions entspringt, sieht er als Nerv zum hinteren Teile des Fußes und zur Statocyste gehend an. Keber hat nicht nur die Verästelungen des zweiten und dritten Fußnerven erkannt, sondern auch die vollständige Anzahl der größeren Fußnerven; sowie noch einen zweiten, konstanten Nerv zur seitlichen Fußoberoberfläche angegeben und beschrieben. Eine genauere Beschreibung von der Gestalt und vom Verlaufe aller jener Nerven haben beide Autoren nicht gebracht.

Die Ursprungsstellen der einzelnen Nerven, welche von einem Pedalganglion ausgehen, haben folgende Lage:

An der vorderen, oralen Spitze des Ganglions entspringt die Cerebropedalcommissur. Sie ist stärker als alle vom Pedalganglion abgehenden Nerven und hat an ihrer Ursprungsstelle — wie die übrigen stärkeren Pedalnerven — eine rötlich-orangene Färbung (Fig. 9 *cpc*). Von der Ventralseite und dem aboralen Ende gehen die vier starken Nerven für die ventrale Fußmuskulatur aus. Sie mögen — von vorn nach hinten gerechnet — mit Nervus pedalis I, II, III, IV benannt werden (Fig. 8, 9, 10 *npI*, *II*, *III*, *IV*).

An der Außenseite entspringen zwei konstante Nerven, die mit Nervi superficiales pedis minores I u. II bezeichnet werden können Fig. 8, 9 *nspmI*, *II*).

Während also das orale und aborale Ende des Ganglions und seine Ventralseite die kräftigsten Nerven entsenden, verlassen dessen Außenseite nur zwei schwächere Äste, während an der Dorsalseite und der nach innen zugekehrten Oberfläche des Ganglions keine Nerven entspringen.

### 2. Die vier größeren Fußnerven.

Nervus pedalis I (Fig. 8, 9, 10 *npI*).

Der erste Pedalnerv (Nervus pedalis I) verläßt das Ganglion vorn an dessen Ventralseite dicht hinter der Ausgangsstelle der Cerebropedalcommissur (Fig. 9 *npI*). Er ist nicht viel schwächer als jene Commissur und behält diese Stärke bei, solange er sich nicht in stärkere Äste spaltet. Zuerst ist er ungefähr oralwärts gerichtet, biegt aber bald ein wenig ventralwärts um, so daß seine Hauptrichtung nach der Spitze des Fußes hingewandt ist (Fig. 8 *npI*). Sein Innervationsgebiet ist ja auch die vordere Gegend der Fußmuskulatur. Bald nach dem Verlassen des Pedalganglions gibt er nach beiden Seiten hin je einen

schwächeren Nerv ab (Fig. 8 $np_1$ u. $np_2$). Diese beiden Seitenzweige treten aber bei den einzelnen Individuen an recht verschiedenen Stellen des Hauptnerven aus. Häufig verlassen sie jenen an gegenüberliegenden Punkten. Zu jenen beiden Nebennerven kann noch ein dritter oder sogar vierter hinzutreten, die dasselbe Verhalten zeigen, sonst aber variabel sind. Alle diese Seitenzweige verlaufen zuerst durch die Region der Keimdrüsen und treten dann in die vordere, ventrale Muskulatur ein, wobei sie nicht ganz in die Tiefe dringen, sondern mehr in den der Oberfläche genäherten Schichten der Muskulatur gelagert sind. Dorthin geben sie auch Seitenzweige ab, die recht verschiedene Länge haben, so daß die Muskulatur an dieser Stelle überall gut mit Nerven versehen wird. Bis in die äußerste Spitze des Fußes scheinen sie jedoch nicht zu dringen; sondern diese wird von dem Hauptstamm des ersten Pedalnerven (Nervus pedalis I) versorgt (Fig. 6 *np*). Dieser Nerv liegt zwischen jenen Seitenzweigen, dringt aber, in die oben erwähnte Region der Muskulatur angekommen, mehr in die Tiefe, d. h. in die von der Körperoberfläche entfernter gelegenen Schichten, wo er sich in stärkere und zartere Äste verzweigt (Fig. 6, 8 *npI*). Seine Verästelungen liegen demnach in tieferen Schichten als die Ausläufer jener, oben erwähnten, schwächeren Nerven, und laufen oft quer unter diesen her. Sie sind auch weiter nach vorn in den Fuß hinein zu verfolgen und verlieren sich dort zwischen den Muskelzügen (Fig. 8 *npI*).

### Nervus pedalis II (Fig. 8, 9, 10 *npII*).

Dicht hinter dem ersten Pedalnerven, hin und wieder sogar mit jenem im Anfang verwachsen, tritt der zweite Pedalnerv (Nervus pedalis II) aus dem Ganglion hervor (Fig. 9 *npII*). Seine Stärke ist derjenigen des ersten Pedalnerven gleich; ebenso stimmt er in der Art, wie von ihm die Muskulatur innerviert wird, mit dem ersten Nerv überein. Nur ist seine Gesamtlänge, da er vom Ganglion aus sich direkt ventralwärts wendet, nicht so groß, und auch sein Innervationsgebiet ist weniger ausgedehnt (Fig. 8 *npII*). Der Hauptstamm dringt, nachdem er die Region der Keimdrüsen verlassen hat, in die ventral vom Pedalganglion gelegenen Muskelschichten ein und verästelt sich dort, wobei die einzelnen Zweige übereinander her laufen können. Kurz, nachdem der Nerv das Pedalganglion verlassen hat, zweigen sich auch hier einige schwächere Nebenäste ab, die in die mehr an der Oberfläche gelegenen Schichten eindringen und sich dort verästeln. Regelmäßig ist allerdings nur ein solcher Seitenzweig anzutreffen, der an der Vorderseite jenes Hauptnerven entspringt (Fig. 8 $np_2$).

### Nervus pedalis III (Fig. 8, 9, 10 *npIII*).

Während so die beiden ersten Pedalnerven (Nervus pedalis I, II) infolge der Ähnlichkeit ihres Verlaufes und der Nähe ihrer Ursprungsstellen als zusammengehörend betrachtet werden können, unterscheidet sich der dritte Pedalnerv von jenen beiden schon dadurch, daß er, wie der vierte Pedalnerv, vom aboralen Ende des Ganglions ausgeht (Fig. 9 *npIII*). Zwischen den Insertionsstellen dieser beiden Nerven und derjenigen der beiden ersten Pedalnerven (Nervus pedalis I, II) liegt ein beträchtliches Stück von der Ventralseite des Pedalganglions, welche keine konstanten oder einigermaßen mit der Lupe sichtbaren Nerven abgibt (Fig. 9). Der an der hinteren Ventralseite des Ganglions entspringende Nerv (Nervus pedalis III) hat die Stärke der beiden ersten Pedalnerven (Nervus pedalis I, II), nimmt aber seinen Weg etwas schräg rückwärts nach der Ventralseite zu, so daß er mit der Längsachse des Ganglions einen nach der Ventralseite zu offenen, stumpfen Winkel bildet (Fig. 8, 10 *npIII*). Er ist ungefähr so lang wie der erste Pedalnerv, teilt sich aber bald in zwei gleichstarke Äste. Die Lage dieser Verzweigungsstelle ist bei den einzelnen Individuen eine recht verschiedene. Bald kann sie sich erst in der Muskulatur befinden; bald kann der Nerv (Nervus pedalis III) schon als zwei getrennte Äste das Ganglion verlassen. Der dorsalwärts und aboralwärts gelegene Ast verläuft zunächst nach rückwärts, biegt aber dann nach unten um und nähert sich so dem ersteren Zweig, welcher mehr die Hauptrichtung des ganzen Stammes von Anfang an beibehält. Diese Annäherung (Fig. 8 *i*) kann mitunter so weit gehen, daß beide Äste oder deren Verzweigungen miteinander verschmelzen. Die übrigen Verzweigungen sind nicht konstant und auch nicht so zahlreich wie bei den ersten Pedalnerven.

### Nervus pedalis IV (Fig. 8, 9, 10 *npIV*).

Dicht dorsalwärts von der Ausgangsstelle des dritten Pedalnerven (Nervus pedalis III) zweigt sich der vierte Pedalnerv (Nervus pedalis IV) ab, und zwar geht das Pedalganglion an seinem aboralen Ende allmählich in letzteren über (Fig. 9 *npIV*).

Seine Basis am Ganglion ist eine ziemlich breite und kann mitunter sogar die Cerebropedalcommissur an Dicke übertreffen. Der Stamm bleibt aber nicht lange ohne Verzweigung, sondern teilt sich sehr bald in einige, meist drei, stärkere Äste, welche in ihrem Gesamtverlauf aboralwärts gerichtet sind und zwar derart, daß Cerebrovisceral-

commissur, Pedalganglion und der ventrale der drei Äste ungefähr auf einer geraden Linie liegen. Diese stärkeren Zweige, deren Abzweigungsstellen durchaus nicht in ihrer Lage zueinander konstant sind, divergieren anfangs nur sehr schwach. Später verästeln sie sich und breiten sich dann fächerförmig im Fuße aus (Fig. 8 $np_4$, $np_5$, $np_6$). Das Innervationsgebiet dieses Nerven ist von allen Nerven im Fuße bei weitem das größte.

Es umfaßt in gewisser Hinsicht nicht nur die aborale Hälfte des ventralen, muskulösen Teils des Fußes, sondern zieht sich auch an dem ganzen aboralen Rand entlang. Im allgemeinen sind auch hier die einzelnen Verzweigungen des Nerven (Nervus pedalis IV) recht variabel und verhalten sich im übrigen wie die Verästelungen der andern Pedalnerven. Nur ein Nebenast (Fig. 8, 10 *npp*) macht hiervon eine Ausnahme. Er verläßt den am meisten dorsalwärts gelegenen Ast und verläuft dorsal von jenem aboralwärts, biegt dann dorsalwärts um, durchbricht den hinteren Retractor und endigt schließlich im Visceralganglion. Eine genauere Beschreibung dieses Nerven und seiner Nebenäste wird noch an späterer Stelle erfolgen (S. 436).

Im allgemeinen trägt die Innervierung des ventralen muskelreichen und hauptsächlich der Bewegung dienenden Teiles des Fußes folgendes Gepräge (Fig. 8):

Von beiden Pedalganglien breiten sich ventralwärts die Verzweigungen der Nerven strahlenförmig aus und verzweigen sich über das ganze, ventralwärts von den Ganglien liegende Gebiet. Während in der Nähe der Ganglien verhältnismäßig wenig Verzweigungen vorhanden sind, findet man immer mehr Verästelungen, je weiter man sich der Sohle des Fußes nähert, und hier ist es wieder der vordere Teil der Fußsohle, welcher am reichsten innerviert ist. Es ist dieses der Teil, welcher zuerst tastend vorgeschoben wird, wenn das Tier nach dem Öffnen der Schale den Fuß herausstreckt, um vorwärts zu kriechen, und welcher auch zuerst sich in den Sand gräbt, wenn die Muschel sich festsetzen will. Die Zahl der Nervenäste nimmt in der Fußsohle nach hinten zu allmählich ab, wenn sie auch dort noch eine ganz beträchtliche ist. Anastomosen oder sonstwie plexusähnliche Bildungen kommen im allgemeinen nicht häufig vor, wenn auch mitunter der eine oder der andre Zweig mit einem Nachbarnerven verschmelzen kann.

### 3. Die Übereinstimmung des Verlaufs von Fußnerven. (Nervus pedalis I, II, III, IV), und Cerebropedalcommissur mit dem Verlauf von Fußarterien (Fig. 10).

Bemerkenswert ist ferner die Übereinstimmung des Verlaufs von Fußnerven mit Arterienbahnen. Parallel zur Cerebropedalcommissur, des stärksten Nerven im Fuße (Fig. 10 *cpc*) verläuft die Fußarterie (Fig. 10 *ap*), die mächtigste Arterie des Fußes. Sie hat ihre Lage beim Eintritt in den Fuß dicht unter der Innenseite, d. h. der Körper-

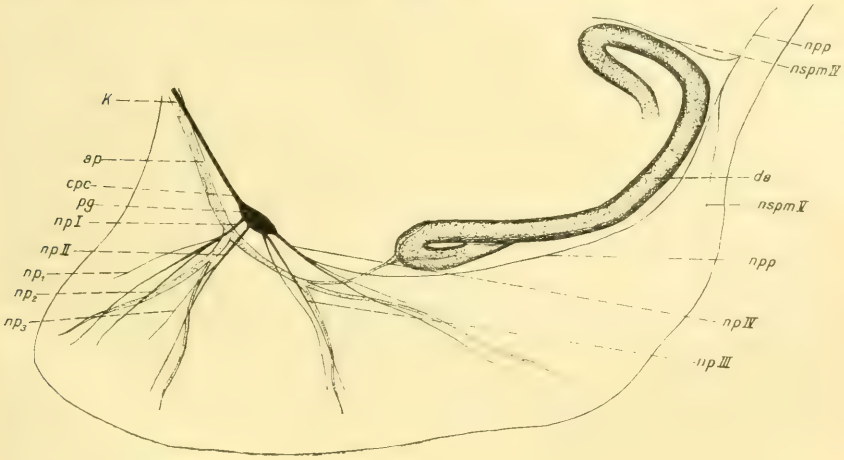



Fig. 10.

Lageverhältnisse von Arterien, Nerven und Darm zueinander im Fuß. Etwas schematisiert. (Erklärung der Buchstaben auf Seite 469.)

oberfläche abgewandten Seite, der Cerebropedalcommissur (Fig. 10 *k*). In der Nähe des Pedalganglions liegt die Arterie ventralwärts von jenem und verzweigt sich dort ähnlich wie das Ganglion seine Äste abgibt. Es läßt sich zu jedem größeren Nervenstamm eine stärkere Arterie nachweisen, die parallel zu jenem und in dessen Nähe verläuft (Fig. 10). Wenn auch bei den späteren, feineren Verästelungen von Nerven und Arterien diese Parallelen nicht mehr durchgeführt werden können, so zeigt doch der Gesamthabitus der Arterienverzweigung im ventralen Teil des Fußes denselben Charakter wie die Innervation dieser Gegend.

### 4. Schwächere Fußnerven des Pedalganglions.

Nervus superficialis pedalis minor I u. II (Fig. 8, 9 *nspmI, II*).

Außer den vier Pedalnerven (Nervus pedalis I, II, III, IV) gibt das Pedalganglion noch einige schwächere Nerven ab, welche an

der Außenseite, d. h. der Körperoberfläche zugewandten Seite, entspringen. Sie sind im Verhältnis zu jenen ziemlich schwache Nerven, von denen nur die beiden stärksten (Nervus superficialis pedalis minor I u. II) (Fig. 8, 9 *nspmI, II*) konstant sind. Diese beiden Nerven haben ihren Ursprung bald dichter, bald weniger dicht nebeneinander; doch überschreiten diese nur selten das mittlere Drittel des Ganglions (Fig. 9 *nspmI, II*). Beide Nerven, sowie etwaige andre, aber inkonstante Äste, welche an dieser Stelle des Ganglions ihren Ursprung haben, begeben sich direkt nach der Körperoberfläche, indem sie etwas aboralwärts laufen. Zunächst dringen sie durch die Geschlechtsdrüsen, ohne dort hinein Zweige abzugeben. Beginnt aber schon hier die Verästelung der Nerven, so begeben sich auch diese Äste direkt zur Körperoberfläche. Dicht unter der Muskelschicht, welche hier in der Nähe des Pedalganglions die Keimdrüsen bedeckt, ändern die Nerven ihre Richtung, indem sie dorsalwärts schräg nach hinten verlaufen, und zwar parallel zu jener Muskulatur (Fig. 8 *npsmI, II*). Hier lösen sich die Nerven in einzelne Äste auf, die zuerst die tieferen Muskelzüge durchdringen, dann sich aber immer mehr den oberen Schichten nähern (Fig. 6 *nspmI*). Mit diesem sie umgebenden Gewebe sind sie so fest verwachsen, daß sie bei ihrer Präparation sehr leicht reißen.

### 5. Nebenäste der Cerebropedalcommissur.

Einen ähnlichen Charakter wie die beiden erwähnten Nerven zeigen Verzweigungen der Cerebropedalcommissur und können deshalb an dieser Stelle behandelt werden.

In der Mitte zwischen Cerebral- und Pedalganglion tritt ein dünner Nerv aus, welcher Nervus superficialis pedis minor III heißen kann. Ferner zweigen sich kurz vor Eintritt der Commissur in das Pedalganglion verschiedene Nerven ab, von denen regelmäßig ein starker Zweig vorkommt; er möge Nervus superficialis pedis maior heißen.

Nervus superficialis pedis maior (Fig. 8, 9 *nspma*).

In seinen Untersuchungen über das Nervensystem hat Keber richtig erkannt, daß sämtliche, vom Pedalganglion ausgehende Nerven nicht, wie vorher angenommen wurde, die Eingeweide versorgen, sondern in der Muskulatur sich ausbreiten. Die im Fuße liegenden Organe, der ausgedehnte Komplex der Keimdrüsen, ein beträchtlicher Teil der Mitteldarmdrüse und Windungen des Darmes, werden nach seiner Ansicht von Nerven versorgt, die nicht dem Ganglion direkt, sondern der Cerebropedalcommissur entspringen.

Ein solcher Nerv, den er für einen Eingeweidenerv hielt, ist der Nervus superficialis pedis maior und die ihm benachbarten Nebenäste der Commissur. Dieser Nerv trennt sich von jener kurz nach ihrem Austritt aus dem Pedalganglion (Fig. 9 *nspma*) und kann in extremen Fällen sogar getrennt von der Commissur das Ganglion verlassen. Da letzterer Fall indessen nur äußerst selten eintritt, kann er als Seitenast der Commissur gelten. Er hat anfänglich eine beträchtliche Stärke, die sogar oft an Mächtigkeit der Commissur um nichts nachsteht, nimmt aber bald an Dicke ab. Er strebt sofort der Körperoberfläche zu, wobei er durch die Region der Keimdrüsen dringt und sich zunächst dorsalwärts wendet (Fig. 8 *nspma*). An dieser Stelle gibt er zwei bis drei — selten mehr — feinere Zweige ab, die ebenfalls nach der Oberfläche zu gerichtet sind und die Geschlechtsdrüsen durchlaufen, ohne dort hinein Nerven zu senden.

Der Hauptnerv wendet sich nun, in der Muskulatur angelangt, welche den Fuß dorsal vom Pedalganglion seitlich bedeckt, schräg aboralwärts und bildet so mit seiner Längsrichtung zu der Cerebropedalcommissur einen rechten Winkel. Er teilt sich in der Regel in zwei Äste, die miteinander einen nach hinten spitzen offenen Winkel bilden (Fig. 8 $nspma_1$, $nspma_2$). Die beiden Zweige senden viele Nebenäste aus, welche bis in die Mitte der Fußoberfläche hinein zu verfolgen sind. Anfangs liegen diese Nerven in den unteren Schichten der Muskulatur, indem sie stellenweise sogar wieder mit den Geschlechtsorganen in Berührung kommen, aber immer an die darüber liegende Muskulatur fest angeheftet sind. Später nähern sie sich allmählich der Oberfläche, wobei sie so innig mit der Muskulatur verbunden bleiben, daß sich deren Freilegung recht schwierig gestaltet.

Zu den Organen des Fußes, wie Keber annimmt, führen diese Verästelungen ebensowenig, wie es die andern, variabeln Nerven tun, die in der Nähe dieses Hauptnerven die Commissur verlassen (vgl. auch Fig. 6 *nspma*).

Nervus superficialis pedis minor III (Fig. 8 *nspmIII*).

Der zweite konstante Nebennerv der Cerebropedalcommissur, Nervus superficialis pedis minor III, entspringt in der Mitte ihres Weges, an ihrer oralwärts gelegenen Seite, durchläuft die Keimdrüsen und nähert sich der Körperoberfläche. Hier versorgt der Nerv die Region, welche oralwärts von der Commissur und dorsalwärts von dem Innervationsgebiet des ersten Pedalnerven (Nervus pedalis I) gelegen ist (Fig. 8 *nspmIII*).

Sonst verhält sich der im übrigen schwache Nerv wie alle andern an dieser Stelle beschriebenen Seitenzweige der Commissur. Er verliert sich nämlich in der Muskulatur jener vorhin erwähnten Körperregion und sendet keinen erkennbaren Ausläufer in die Organe des Fußes hinein.

## III. Das Visceralganglion und seine Nerven.

### 1. Das Visceralganglion.

(Fig. 1, 5, 11, 12, 14, 15 *vg.*)

Das Visceralganglion liegt der Unterseite des hinteren Adductors dicht an und zwar ist es von dessen Ansatzstellen an die Schalenhälften gleich weit entfernt. Nach vorn stößt es an das Bindegewebe, welches den Raum zwischen den beiden hinteren Hälften des Nierensackes ausfüllt (Fig. 1, 12, 14 *vg*). Bedeckt ist es mit einer mäßig dicken Hautschicht, welche die aborale Fortsetzung des Bodens vom Bojanusschen Organ ist und auch die ventrale Seite des Muskels überzieht. Man sieht das Ganglion durch diese Schicht deutlich durchschimmern.

Bei einem frischen Tier ist es ausgesprochen orange gefärbt, aber durchschnittlich etwas heller als die Pedalganglien. Ursprünglich waren es zwei getrennte Ganglien; es macht aber jetzt, wenigstens äußerlich, den Eindruck eines einheitlichen Nervencentrums. Doch lassen sich Bindegewebselemente nachweisen, welche von vorn nach hinten die Mitte des Ganglions durchziehen und es so in eine rechte und linke Hälfte trennen. Außerdem kommen wenigstens die wichtigeren Nerven paarig vor, wobei die einzelnen Nervenpaare symmetrisch zueinander ihren Ursprung haben.

Es ist dorso-ventral stark zusammengedrückt, so daß es nur zwei größere Flächen, eine dorsale Ober- und eine ventrale Unterseite aufweist, außerdem schmalere Seitenkanten hat (Fig. 11). Jene beiden Flächen haben die Form eines Paralleltrapez, dessen kürzere Parallele nach vorn, d. h. oralwärts, zu liegen kommt und senkrecht zur Längsachse des Tieres gerichtet ist. Man erkennt an diesem Ganglion zwei deutliche Ausbuchtungen: eine stärkere an der oralen und eine etwas flachere an der aboralen Seite. An seinen vier Ecken entspringen vornehmlich die stärkeren Nerven, die meistens in der Nähe ihres Ursprungs ebenfalls noch pigmentiert sind. Die schwächeren Äste gehen in ihrer Mehrzahl von den vier Seitenkanten aus (Fig. 11).

Das Visceralganglion ist das größte Nervenzentrum des Tieres:

Sein mittlerer Querdurchmesser — von links nach rechts — kann bis 3 mm betragen; sein in die Längsachse des Tieres fallender Längsdurchmesser beträgt rund die Hälfte.

Von diesem Ganglion gehen auch bei weitem die meisten Nerven aus:

Duvernoy und Keber nennen: 1) Zwei Nerven, die in den hinteren Retractor eindringen, 2) die Cerebrovisceralcommissuren, 3) zwei größere Nerven, die sich über den Boden des Bojanusschen Organs ausbreiten, 4) zwei Kiemennerven (Nervi branchiales), 5) zwei seitliche Mantelnerven (Nervi palliales laterales), 6) zwei hintere Mantelnerven (Nervi

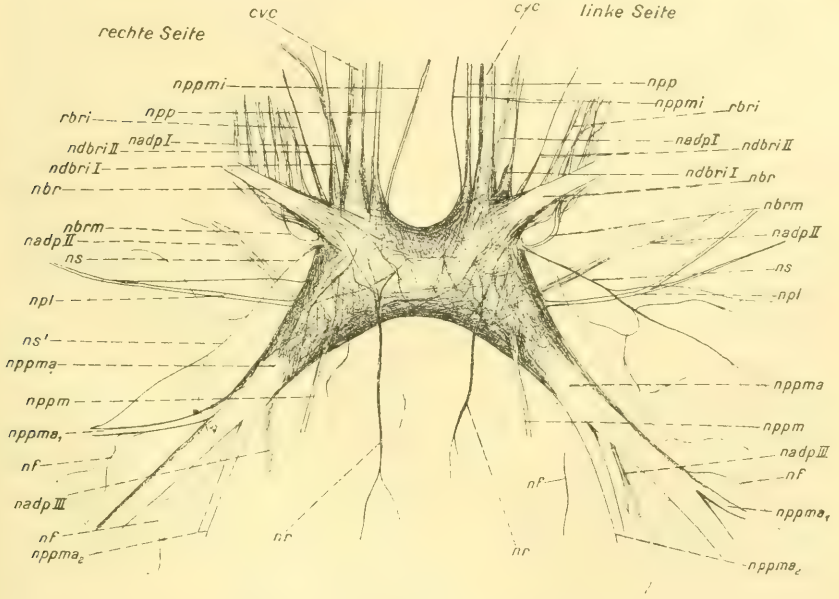



Fig. 11.

Das Visceralganglion. (Erklärung der Buchstaben auf Seite 469.)

palliales posteriores maiores) und 7) zwei Nerven zum After und zum Herzen. Ferner werden außer einigen kleineren Nerven für den hinteren Adductor noch Äste erwähnt, die am Vorderende des Ganglions entspringen und in das Bojanussche Organ eindringen sollen.

Eine Abhandlung, besonders über die Nerven, die vom Visceralganglion ausgehen, hat J. Chatin geschrieben:

Er hat *Anodonta anatina* und *Anodonta cygnea* untersucht und folgendes gefunden: Wenn man von der Mitte der Vorderseite aus den Rand des Ganglions verfolgt bis zur Mitte der Hinterseite, so findet man nach Chatin auf jeder Seite folgende Nerven: 1) den Nerv

für den hinteren Adductor, 2) die Cerebrovisceralcommissur, 3 u. 4) zwei schwächere Kiemennerven (darunter den Nerv zum Boden des Bojanusschen Organs nach Duvernoy und Keber), 5) den Kiemennerv (Nervus branchialis), 6) den accessorischen Kiemennerv, 7) den ersten hinteren Mantelnerven (Nervus pallialis lateralis), 8) den zweiten hinteren Mantelnerven (Nervus pallialis posterior maior); 9) den Nerv zum Herzen und zum After und 10) bei *Anodonta anatina* einen accessorischen Afternerv.

Meine Untersuchungen haben folgendes Ergebnis gehabt: Von der vorderen Mitte des Ganglions aus gerechnet sind auf jeder Seite vorhanden: 1) der kleinere hintere Mantelnerv (Nervus pallialis posterior minor), 2) der erste Nerv für den hinteren Adductor (Nervus adductoris posterioris I), 3) ein ziemlich kräftiger Nerv, der von Keber und Duvernoy als Nerv, der in den hinteren Retractor eindringt, beschrieben ist, von Chatin aber merkwürdigerweise nicht erwähnt wird. Er möge, da er in den Fuß eindringt, Nervus pedalis posterior genannt werden. 4) Die Cerebrovisceralcommissur, 5 u. 6) zwei Nerven zum Boden des Bojanusschen Organs. Sie können aus später noch anzuführenden Gründen mit Nervus ductus branchialis interni I, II bezeichnet werden. 7) Der Kiemennerv (Nervus branchialis). 8) Der accessorische Kiemennerv (nach Chatin) und Hautnerv. Er heiße Nervus branchialis minor et superficialis. 9) Der zweite Adductornerv (Nervus adductoris posterioris II), 10) der erste hintere Mantelnerv (Nervus pallialis lateralis), 11) der große hintere Mantelnerv (Nervus pallialis posterior maior), 12) der dritte Schließmuskelnerv (Nervus adductoris posterioris III), 13) der mittlere hintere Mantelnerv (Nervus pallialis posterior medius), von den früheren Autoren als Nerv zum After und Herzen bezeichnet, und 14) der Afternerv (Nervus rectalis).

Inwiefern sich meine Resultate von den Ergebnissen der angeführten Autoren unterscheiden oder mit jenen übereinstimmen, wird bei der Besprechung der einzelnen Nerven gezeigt werden.

### 2. Die Mantelnerven.

Zum Mantel begeben sich vier Nervenpaare, die zueinander symmetrisch angeordnet sind, und zwar entspringen auf jeder Seite des Ganglions:

1) der mittlere hintere Mantelnerv (Nervus pallialis posterior medius,
2) der große hintere Mantelnerv (Nervus pallialis posterior maior),

3) der kleinere hintere Mantelnerv (Nervus pallialis posterior minor) und
4) der seitliche Mantelnerv (Nervus pallialis lateralis).

Nervus pallialis posterior medius (Fig. 1, 11, 13, 14, 15 *nppm*).

Diesen Nerv hat Keber als Ast zum Darm bezeichnet und ihn in seinem Anfang abgebildet. Duvernoy bringt auch nur seinen Verlauf qis zum After zur Darstellung, nennt ihn aber »Nerv zum After und zum Herzen« und verweist in seiner Beschreibung auf den homologen Nerv bei *Ostrea edulis* L., der ein ähnliches Verhalten zeigen soll. Darnach entspringt dieser Nerv an der Hinterseite des Ganglions, läuft um den hintern Adductor herum, dringt in den Mantel ein und streift die nach hinten zu gelegene Oberfläche des Herzens. Chatin hat vom Visceralganglion entspringende Nerven bei *Anodonta cygnea* und *Anodonta anatina* untersucht, zwei Species, von denen nach Haas jetzt *Anodonta anatina* L. zu *Anodonta piscinalis* Nilss. gerechnet wird. *Anodonta cygnea* L. ist nach jenem Autor sowohl die Teichform von *Anodonta piscinalis* Nilss als auch von *Anodonta cellensis* Schröt. Da aber Chatin seine *Anodonta cygnea* nicht genauer charakterisiert, so kann nicht entschieden werden, ob diese Form mit der heutigen *Anodonta cellensis* Schröt. identisch ist oder nicht. Ferner wird die Nachprüfung seiner Angaben dadurch erschwert, daß er keine Abbildungen gegeben hat. Er beschreibt den Verlauf dieses Mantelnerven ziemlich genau. Nach ihm entspringt er der analwärts gelegenen Kante des Ganglions, und zwar seitlich, und wendet sich zuerst nach hinten. In der Nähe des Afters teilt er sich in zwei Äste. Ein feinerer Zweig, den er Nervus rectalis principalis nennt, innerviert den After; der stärkere geht um den Muskel herum und teilt sich in der Nähe des Herzens in eine Anzahl feiner Fäden, welche unter Plexusbildungen zu dem Herzen und dem Pericard sich erstrecken.

Meine Beobachtungen bei *Anodonta cellensis* Schröt. waren folgende: Der von jenen Autoren beschriebene Nerv hat seinen Ursprung seitlich an der analwärts gelegenen Kante des Ganglions, und zwar löst er sich von dessen unterer — d. h. der dem Adductor nicht aufliegenden — Fläche los, so daß man mitunter ihn noch ein Stück auf der Oberfläche des Ganglions verfolgen kann (Fig. 11 *nppm*). Er ist gewöhnlich ein Drittel bis halb so breit als die Cerebrovisceralcommissur und behält diese Stärke zunächst bei. Er nimmt seinen Weg zwischen Adductor und der diesen bedeckenden Hautschicht nach rückwärts, wobei er in der Nähe des Afters einen Seitenzweig abgeben kann, der aber bei

der vorliegenden Species durchaus nicht konstant ist. Im weiteren Verlauf geht er um den Muskel herum (Fig. 1, 14, 15 *nppm*). Er ändert damit seine Richtung so, daß er sich dorsalwärts wendet und, auf der Dorsalseite des Adductors angekommen, seinen Lauf oralwärts einschlägt (Fig. 13 *nppm*). Auf seinem Wege nach vorn verläßt er den Muskel und tritt in den Mantelrand ein. Dort verliert er sich in dem Mantelgeflecht, nachdem er sich geteilt und an Stärke abgenommen hat. Als selbständiger Nerv kann er nicht weiter verfolgt werden. Die feinen Verästelungen, die nach Chatin zum Herzen führen sollen, sind nach meinen Beobachtungen direkte Ausläufer des Mantelrandplexus und werden im Zusammenhang mit jenem beschrieben werden (S. 458). Ich möchte daher für diesen Nerv, da er unmittelbar in jenen Mantelrandplexus übergeht und von den drei Nerven, die zum Mantelrand führen, die mittlere Stärke besitzt, die Bezeichnung Nervus pallialis posterior medius geben.

Nervus pallialis posterior maior (Fig. 1, 5, 11, 12, 13, 14, 15 *nppma*).

Dieser Nerv wird von Duvernoy und Keber nur sehr kurz beschrieben. Chatin schildert ihn als einen kräftigen Nerven, der nach rückwärts verläuft und auf seinem Wege mehrere Äste abgibt, welche sich im Mantel verbreiten und dort einen scharf begrenzten Bezirk innervieren. Will man seinen Ursprung und seinen Verlauf genauer angeben, so kann man ihn etwa folgendermaßen charakterisieren: Er entspringt an der dem After zugekehrten Kante des Ganglions, wo an jeder Ecke ein solcher Nerv entspringt (Fig. 11 *nppma*). Diese beiden aboralen Ecken des Ganglions sind so ausgezogen, daß sie, wie Chatin sich ausdrückt, »zwei Hörner« bilden.

Die »Hörner« verjüngen sich und gehen allmählich in den entsprechenden — rechten und linken — Nerv über. Dieser nimmt seinen Lauf schräg nach rückwärts, d. h. er hat die Richtung auf die Anwachsungsstelle der hinteren Kiemenspitzen an den Mantelrand zu (Fig. 1 14, 15 *nppma*).

Zunächst verläuft er unter dem Adductor hinweg und ist von breiter, abgeplatteter Gestalt. Von den breiteren Flächen liegt dabei die eine dem Muskel, die andre der diesen bedeckenden Haut an.

Jene Haut nun legt sich hinten um den Muskel herum und zieht sich an seiner Dorsalseite oralwärts hin, wo sie schließlich mit dem dorsalen Teile des Mantels verwächst. Nur an den Seiten steigt sie dorsalwärts und vereinigt sich mit dem Mantelrande an der Grenze

zwischen Anal- und Bronchialsipho. Nach innen, d. h. dem After zu, bildet sie eine Falte (Fig. 1, 14 *mh*).

Am Rande dieser Falte zieht sich nun der Mantelnerv hin, nachdem er den Muskel verlassen hat. Er gibt nun nach beiden Seiten hin Nerven ab, welche ihren Ursprung an der schmalen Kante haben und die, so lange sie unter dem Muskel herlaufen, ebenfalls diese abgeplattete Gestalt zeigen. Der Hauptstamm, der an seiner Basis mindestens noch einmal so breit ist als die Cerebrovisceralcommissur, überhaupt den mächtigsten Stamm des ganzen Tieres darstellt, verjüngt sich nun, je mehr er Seitenäste abgibt, sehr stark. Zwei starke Äste, die bei jedem Tier konstant sind, verlassen den Hauptstamm bei dessen Verlauf unter dem Schließmuskel her (Fig. 5, 11, 13, 14, 15 $nppma_1$ u. $_2$).

Der eine Nerv ($nppma_1$) entspringt an der dem Mantel zugewandten Kante des Hauptnerven und nimmt seine Richtung auf den Teil des Mantelrandes zu, welcher sich oralwärts an den Bronchialsipho anschließt (Fig. 5 $nppma_1$). Er nimmt seinen Weg ungefähr parallel zur Längsrichtung des Adductors, überquert den Kiemennerven (Nervus branchialis), die Ansatzstellen der Kiemen, den äußeren Kiemengang und erscheint ventral von der Ansatzstelle des Adduktors an die Schale, wo er in die Mantelfläche eintritt (Fig. 13, 15 $nppma_1$). Dabei liegt er dicht der nach der Schale zugekehrten Oberfläche des Mantels an. Bevor er in den Mantelrand gelangt, teilt er sich in zwei Äste. Die Verzweigungsstelle ist niemals konstant. Vielfach teilen sich bei einem und demselben Tier die beiden Äste an durchaus nicht symmetrisch zueinander liegenden Punkten. Der Nerv kann schon während seines Verlaufs unter dem Schließmuskel (Adductor) her sich in die beiden Zweige gabeln (Fig. 13 $nppma_1$, links). Diese Teilung erfolgt aber auch mitunter nicht weit vor Eintritt in den Mantelrand. Immer aber ist der Nerv samt seinen beiden Nebenästen von beträchtlicher Stärke. An seiner Ursprungsstelle steht er an Mächtigkeit der Cerebrovisceralcommissur nicht viel nach, und beim Eintritt in den Mantelrand kann jeder der beiden Nebennerven im Querdurchmesser immer noch ein Drittel so stark sein als jener Ast ($nppma_1$) an seiner Abzweigungsstelle vom Hauptnerven (Fig. 5 $nppma_1$). Von den beiden Nebennerven ist der oralwärts gelegene der längere von beiden. Er wendet sich schräg nach vorwärts und trifft den Mantelrand unter einem spitzen Winkel zu dessen Längsachse.

Der andre, kürzere Seitenzweig, welcher analwärts von jenen Nerven gelegen ist, divergiert gegen diesen ebenfalls um einen spitzen Winkel und erreicht den Mantelrand an einer Stelle, die ungefähr

ventralwärts vom Visceralganglion gelegen ist (Fig. 5 *h*). Außerdem entspringen dem Seitenast ($nppma_1$) noch zwei feinere Nerven, welche ziemlich konstant sind. Sie verlassen jenen Nerven in der Mantelfläche und zwar an seiner oralen Seite (Fig. 5 *c*, *d*). Die genauere Lage ihrer Ursprungsstellen schwankt bei den einzelnen Individuen sehr. Sie laufen oralwärts und zwar ebenfalls dicht an der Manteloberfläche, welche der Schale zugekehrt ist. Sie geben eine Reihe von Nebennerven ab, die aber nicht konstant sind. Diese endigen frei in der Mantelfläche oder verschmelzen teils untereinander, teils mit den Ausläufern andrer Mantelnerven. Ein Nerv, welcher sich aus dem oralen Teil jenes Geflechtes loslöst, kann öfters beobachtet werden. Er verläuft oralwärts und nähert sich dabei dem Mantelrand (Fig. 5 *e*). Dann biegt er ventralwärts um und dringt in jenen ein, nicht weit von jener Stelle (Fig. 5 *f*), wo der am meisten analwärts verlaufende, konstante Nebenast des dritten größeren vorderen Mantelnerven (Nervus pallialis anterior III) in den Mantelrand eintritt.

Die übrigen feineren Nebennerven des Seitenastes ($nppma_1$) verhalten sich verschieden. Einige dringen in den Mantelrand ein, teils um sich mit dem dortigen Nervenplexus zu vereinigen, teils, um dessen Oberfläche zu innervieren. Andre verzweigen sich in der Mantelfläche, wobei sie sich bald der nach außen, d. h. nach der Schale, zu gelegenen, bald der andern, inneren Oberfläche nähern. Sie können hierbei alle möglichen Richtungen einschlagen und andre Mantelnerven überkreuzen, ohne sich mit jenen zu vereinigen (Fig. 5 *w*).

Der andre Nebenast ($nppma_2$) des großen hinteren Mantelnerven (Nervus pallialis posterior maior) entspringt an dessen innerer, dem After zugekehrten Kante und ist an seiner Ursprungsstelle ebenso kräftig wie der andre Seitenast ($nppma_1$), welcher an der Außenseite entspringt (Fig. 1, 11, 14, 15 $nppma_2$). Er nimmt seinen Weg nach rückwärts, indem er, zwischen Muskel und der diesen bedeckenden Hautschicht gelagert, mit dem mittleren hinteren Mantelnerven (Nervus pallialis posterior medius) parallel verläuft. Auch er biegt hinten um den Adductor dorsalwärts um, läuft aber nicht an dessen Dorsalseite entlang, sondern dringt in die Stelle des Mantelrandes ein, welche den Analsipho bildet (Fig. 5, 13 $nppma_2$).

Wenn auch die Abzweigung der beiden Nebenäste ($nppma_1$ u. $nppma_2$) des Mantelnerven immer nur während dessen Verlauf unter dem Adductor her stattfindet, so varriiert innerhalb dieses Gebietes die genaue Lage dieser Ursprungsstellen außerordentlich. Bald zweigen sie beide so dicht an der Wurzel des Hauptnerven ab, daß sie aus dem

Ganglion direkt auszutreten scheinen (Fig. 14 links). Bald liegen ihre Abzweigungsstellen ziemlich weit vom Ganglion entfernt (Fig. 1). Anderseits können die Nerven einander gegenüber entspringen, oder ihre Austrittsstellen sind so gegeneinander verschoben, daß bald der eine, bald der andre Ast an der mehr distalwärts gelegenen Stelle den Hauptnerv verläßt (Fig. 11, 14 rechts, 15 links). Da sich bei einem und demselben Tiere die Verzweigungen des großen Mantelnerven der rechten Seite anders verhalten können wie die Verästelungen der entsprechenden Nerven auf der linken Seite, so macht sich oft gerade an dieser Stelle eine ins Auge springende Asymmetrie des Nervensystems bemerkbar, die innerhalb der gegebenen Möglichkeiten jede Art der Verästelung dieser kräftigen Nerven aufweist. Man betrachte die entsprechenden Nerven in den Figuren (1, 11, 13, 14, 15) und vergleiche dabei die Nerven der linken Seite mit denen der rechten. Einen Normaltypus dieser Verzweigungen aufzustellen ist nicht möglich.

Außer diesen beiden kräftigen Seitenästen (*nppma*$_1$, *nppma*$_2$) verlassen den Hauptnerven während seines Verlaufs unter dem Schließmuskel her noch eine Anzahl feinerer Nerven, welche ihren Ursprung an dessen schmaleren Seitenflächen haben, sonst aber in ihrer Anzahl und Lage variabel sind. Sie dringen in die den Adduktor bedeckende Haut ein, können miteinander zu einem lockeren Netzwerk sich vereinigen und mit Nerven, die den beiden Seitenästen (*nppma*$_1$, *nppma*$_2$) entspringen und ebenfalls in ihrem Ursprung, in ihrer Anzahl und Lage inkonstant sind, in Verbindung treten. Alle jene Nerven sind von sehr zarter Beschaffenheit (Fig. 11 *nf*).

Nachdem nun der Hauptast den Adductor verlassen hat, beginnt er von neuem sich zu verästeln. Die Art der Verzweigung kann zweierlei sein: Entweder bleibt der Hauptstamm erhalten und gibt nach beiden Seiten hin Zweige ab, wobei er am Durchmesser immer mehr abnimmt (Fig. 5 *nppma*) oder er teilt sich nach dem Verlassen des Muskels in zwei oder mehrere gleichstarke Äste, indem der Hauptstamm verloren geht (Fig. 14, 17 *nppma*$_1$). Die Äste divergieren um einen spitzen Winkel und dringen in den Mantelrand ein, nachdem sie sich noch einmal geteilt haben können. Sie innervieren den Branchialsipho und den an diesen grenzenden Teil des Analsipho. Jene Nerven sind meist ziemlich kräftig, besitzen, wie der Hauptnerv nach dem Verlassen des Adductors einen drehrunden Querschnitt und haben anfänglich ungefähr den Durchmesser der beiden Nebenäste (*nppma*$_1$, *nppma*$_2$). Sie verjüngen sich bis zum Eintritt in den Mantelrand fast gar nicht.

Eine bemerkenswerte Erscheinung bietet der Hauptnerv auch darin, daß sich von ihm mitunter seitlich ein Nerv abzweigt, der oft dieselbe Stärke wie der Hauptnerv besitzt, und dann, nachdem er ein ziemliches Stück mit jenem parallel gelaufen ist, sich mit diesem wieder vereinigt (Fig. 17 *nppma*).

Nervus pallialis posterior minor (Fig. 5, 11, 12 *nppmi*).

Dieser Nerv scheint bisher bei *Anodonta* übersehen worden zu sein, da er von keinem einzigen Autor erwähnt worden ist. Auch in

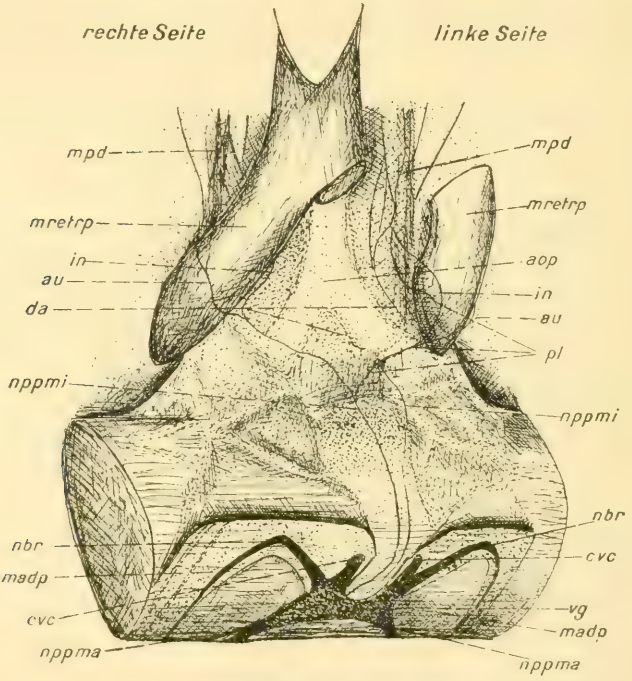



Fig. 12.

Hinterer Adductor mit einem Stück des Darmes, der Retractoren, der hinteren Aorta und Teilen des Bojanusschen Organs, von der Ventralseite betrachtet. Der Muskel ist etwas zurückgebogen. (Erklärung der Buchstaben auf Seite 469.)

den Beschreibungen des Nervensystems andrer Lamellibranchiaten habe ich einen homologen Nerv nur von List bei den Mytiliden erwähnt gefunden.

Der Nerv entspringt an der Vorderseite des Visceralganglions und ist ebenfalls paarig vorhanden, wenn auch meistens ein Nerv stärker als der andere ist (Fig. 11, 12 *nppmi*). Im allgemeinen ist er ein ziem-

lich schwacher Nerv. Die Ursprungsstelle befindet sich in der Ecke, welche die Cerebrovisceralcommissur mit der oralwärts gelegenen Kante des Ganglions bildet, und zwar tritt der Nerv aus dem Teil der Vorderkante aus, welche dem Adductor anliegt (Fig. 11 *nppmi*). Zunächst läuft der Nerv oralwärts dicht unter dem Adductor her und ist locker in das Bindegewebe eingebettet, welches die beiden hinteren Hälften des Nierensackes trennt (Fig. 12 *nppmi*). Er braucht dabei keine symmetrische Lage zu dem entsprechenden Nerven der andern Seite einzunehmen. Vielmehr tritt nicht selten der Fall ein, daß der Nerv auf der einen Seite in der Mitte zwischen beiden Kommissuren verläuft, während der andre Nerv über der entsprechenden Commissur oder sogar in deren Außenseite, die den Kiemen zugewandt ist, seinen Weg nimmt. Der einzelne Nerv nun nähert sich immer mehr der Dorsalseite des Tieres, bis er nicht weit ventralwärts von der Insertionsstelle des hinteren Retractors an die Schale sich verästelt. Ein Ast läuft nach vorn an der Innenseite des Muskels vorbei (Fig. 12 *in*), während der andre in derselben Richtung dessen Außenseite passiert (Fig. 12 *au*). Während dieses Verlaufs haben sie das Bindegewebe verlassen und liegen jetzt in den Falten des Nierensackes. Die beiden Äste können sich wiederum teilen; sogar Plexusbildungen sind nicht ausgeschlossen (Fig. 12 *pl*). An Dicke nehmen dagegen die Nerven immer mehr ab, bis sie schließlich nur noch schwer zu erkennen sind. Schließlich verschmelzen sie mit den letzten dorsalen Ausläufern des Mantelrandes, die hier den Darm entlang laufen, kurz bevor dieser ins Herz tritt (Fig. 5, 12 *mpd*).

Nervus pallialis lateralis (Fig. 1, 5, 11, 13, 14, 15 *npl*).

Während die vorhin beschriebenen Mantelnerven vornehmlich den Mantelrand innervieren und nur einzelne schwächere Nerven in die Mantelfläche schicken, ist der seitliche Mantelnerv (Nervus pallialis lateralis) vorzugsweise für die Innervierung der Mantelfläche bestimmt und steht mit dem Mantelrande nur durch Vermittlung andrer Nebenäste in Verbindung. Er entspringt an der Kante des Ganglions, welche zwischen den Ursprungsstellen des Kiemennerven (Nervus branchialis) und des großen hinteren Mantelnerven (Nervus pallialis posterior maior) sich hinzieht. Hier löst er sich aus der ventralwärts gelegenen Fläche des Ganglions los, auf welcher man mitunter noch ein Stück seinen Verlauf verfolgen kann. Gewöhnlich verläßt er das Ganglion, von dem Ursprung der beiden vorhin erwähnten Nerven gleich weit entfernt (Fig. 11 *npl*). Doch kann sich seine Ausgangsstelle so weit

verschieben, daß er in manchen Fällen ein Nebennerv des großen hinteren Mantelnerven (Nervus pallialis posterior maior) zu sein scheint. In den meisten Fällen tritt er als ein ziemlich kräftiger Nerv aus. Seltener

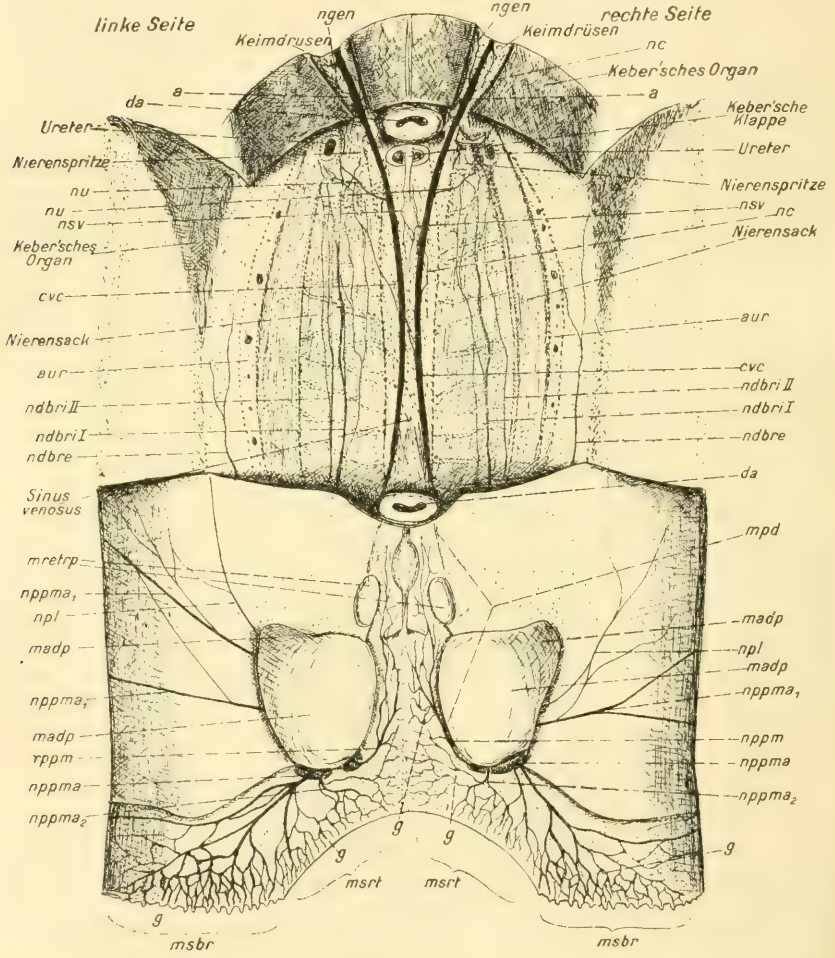



Fig. 13.

Aborale Dorsalseite des Tieres bis zu den KEBERschen Drüsen. Pericardialwände umgeklappt, Herz, Darm und Decke des BOJANUSschen Organs entfernt. (Erklärung der Buchstaben auf Seite 469.)

sind es zwei (Fig. 11 links, Fig. 15 links, *npl*) oder sogar drei feinere Nerven, die kurz nach ihrem Ursprung sich zu einem einzigen Stamm vereinigen, nachdem sie durch Verbindungsnerven einen kleinen Plexus gebildet haben. Ferner gehört es durchaus nicht zur Regel, wenn sich hier ein Nerv abzweigt, um in den Schließmuskel (Adductor) zu dringen.

Anfänglich zieht sich der Nerv zwischen Schließmuskel (Adductor) und der diesen bedeckenden Hautschicht hin, indem er zur Längsrichtung des Muskels parallel verläuft (Fig. 1, 14, 15 *npl*). Allmählich aber biegt er oralwärts um, wobei er die Ansatzstelle der inneren Kieme überquert und sich in die Wandung des äußeren Kiemenganges begibt (Fig. 15 *npl*). Auf diesem Wege teilt er sich gewöhnlich in drei, ungefähr gleichstarke Äste. Die Lage der Verzweigungspunkte ist nicht fest bestimmt. Der Nerv kann sich schon während seines Verlaufes unter dem Adductor teilen; oder die Verästelung erfolgt erst in der Wandung des äußeren Kiemenganges. Gewöhnlich begibt sich ein Zweig, der die oralwärts gelegene Seite des Hauptnerven verläßt, oralwärts zum äußeren Kiemengang hin und verbleibt während seines Verlaufs in der Wandung desselben. Dieser Nerv, welcher Nervus ductus branchialis externi heißen kann (Fig. 13, 15 *ndbre*) verästelt sich in dem Gange, wobei seine Zweige bis zur Ansatzstelle der Vorkammer (Fig. 13 *aur*) an die dorsal von dem Kiemenansatz befindlichen Gewebe reichen können. In seinen Einzelheiten ist der Nerv variabel.

Von den beiden andern Zweigen läuft der mehr nach der Körpermitte zu gelegene Ast, welcher Ramus internus nervi pallialis lateralis genannt werden kann (Fig. 5 *ri*) oralwärts ein gutes Stück den äußeren Kiemengang entlang, indem er sich der äußeren Ansatzstelle der äußeren Kieme an den Mantel allmählich nähert, bis er jene in einem spitzen Winkel zu deren Längsachse überquert und sich in die aborale Hälfte des Mantels begibt, wo er sich verästelt (Fig. 15 *ri*).

Diese einzelnen Nerven gehen teils in die Ausläufer der vorderen Mantelnerven über, teils verschmelzen sie mit den Verzweigungen des äußeren Zweiges von seitlichen Mantelnerven (Nervus pallialis lateralis), oder sie endigen frei in der Mantelfläche, die sie in beliebiger Richtung und in jeder Entfernung von der Oberfläche durchkreuzen (Fig. 5 *ri*).

Der äußere Nebenast des seitlichen Mantelnerven (Nervus pallialis lateralis), welcher Ramus externus nervi pallialis lateralis heißen möge, verläuft ebenfalls ursprünglich in der Wandung des äußeren Kiemenganges und zwar, wie der andre Ast (*ri*) ziemlich dicht an der Oberfläche (Fig. 15 *re*). Nur nähert er sich schneller der äußeren Anwachsungsstelle der äußeren Kieme, verläßt also früher als jener Zweig (*ri*), mit dem er einen spitzen Winkel bildet, den Kiemengang und begibt sich in den Mantel, wobei er sich, wie der andre Zweig, der äußeren, d. h. der Schale anliegenden, Mantelfläche stark nähert. Mit jenem Nerven (*ri*) hat er ferner gemeinsam, daß seine Verästelungen sowohl dicht hinter seinem Ursprung, als auch erst in der Mantelfläche

erfolgen können. Ebenso breiten sich diese Nebenzweige hauptsächlich in der hinteren und mittleren Region der Mantelfläche aus (Fig. 5 *re*).

Was in der einschlägigen Literatur garnicht ausgesprochen wird, ist die Tatsache, daß sich Ausläufer der vorderen und hinteren Mantelnerven zu einem einzigen großen, sich über die ganze freie Mantelfläche erstreckenden Nervenplexus vereinigen, welcher an manchen Stellen besondere Verdichtungen aufweist (Fig. 5). Konstant ist jener früher beschriebene Plexus (S. 402), welcher sich im Mantel längs der Ansatzstelle der Mundsegel hinzieht und an dessen Bildung besonders die beiden kleineren vorderen Mantelnerven (Nervus pallialis anterior minor I u. II) beteiligt sind (Fig. 5 *pla*). Es können ferner besonders da, wo mehrere feinere Nerven zusammentreffen, Verdichtungen im großen Plexus eintreten (Fig. 5 *pl'*). Die Verzweigungsstellen solcher Geflechte weisen dann ähnlich, wie später bei der Beschreibung des Mantelrandplexus gezeigt werden wird, sehr kleine gangliöse Anschwellungen auf. Im übrigen sind aber diese kleinen Plexusbildungen nicht konstant.

### 3. Die Hautnerven des Visceralganglions.

Dem Visceralganglion entspringt eine Anzahl vielfach nicht konstanter, meist sehr zarter Nerven, die keine große Länge haben, auch nicht tief in den Körper eindringen, sondern sich auf die Innervierung der den Adductor und das Ganglion bedeckenden Hautschicht beschränken. Sie treten entweder seitlich aus und können dann meistens noch auf der dem Adductor abgewendeten Oberfläche des Ganglions verfolgt werden, oder entspringen dieser direkt und begeben sich dann sofort in die darunter liegende Haut. Andre Nerven entspringen den kräftigeren Nebennerven des Ganglions. So weist der große hintere Mantelnerv (Nervus pallialis posterior maior) meistens einige auf. Diese haben mitunter ihren Ursprung in den Achseln der stärkeren Seitenzweige und zwar an den seitlichen, schmaleren Kanten. Sie sind aber sonst durchaus nicht konstant. (Fig. 11 *nf*) Eine größere Anzahl feinerer Nerven entspringt der analwärts gelegenen Kante des Ganglions und innerviert das zwischen Ganglion, den beiden großen hinteren Mantelnerven und After gelegene Gebiet.

#### Nervus rectalis (Fig. 11, 14, 15 *nr*).

Von jenen Nerven ist konstant ein Nervenpaar, das von Duvernoy und Keber nicht angegeben, von Chatin aber als accessorische Afternerven bei *Anodonta anatina* beschrieben ist.

Nach jenem Autor fehlen aber diese Nerven bei *Anodonta cygnea.*

Sie werden hier durch einen Seitenzweig des mittleren hinteren Mantelnerven (Nervus pallialis posterior medius) ersetzt. Da nach Haas *Anodonta cygnea* sowohl zu *Anodonta piscinalis* Nilss als auch zu *Anodonta cellensis* Schröt. gerechnet wird, so kann, wie schon früher erwähnt wurde, nicht mehr nachgeprüft werden, welchen Stamm die von Chatin angeführte Species heute führt, da er eine genauere Beschreibung von jener nicht gegeben hat (vgl. S. 423).

Bei der vorliegenden *Anodonta cellensis* Schröt. ist jenes Nervenpaar vorhanden. Der einzelne Nerv möge nach Chatin Nervus rectalis heißen, wenn auch die Bezeichnung Nervus analis vielleicht besser wäre. Er entspringt an der dem After zugewandten Kante des Ganglions neben dem mittleren Mantelnerven (Nervus pallialis posterior medius) (Fig. 11 *nr*), zwischen diesem und der Symmetrieachse des Ganglions. Er geht, wie die übrigen Hautnerven aus der ventralen Fläche des Ganglions hervor und kann auf derselben mitunter ein Stück weit verfolgt werden (Fig. 11 *nr*). Seine Richtung ist direkt auf den After zu, indem er in die Haut eingelagert ist, welche Adductor und Ganglion bedeckt. Doch innerviert er besonders nur den Teil, welcher sich zum After hinzieht und dessen Oberfläche bildet. Wenn der Nerv den After erreicht, spaltet er sich in zwei Äste, die um einen spitzen Winkel divergieren. Der innere Zweig innerviert die Ventralseite der Afterpapille und kann bis unmittelbar in die Nähe der Afteröffnung verfolgt werden, während der äußere Ast dorsalwärts um die Afterpapille herumläuft und dann deren Dorsalseite versorgt (Fig. 14, 15 *nr*).

Der Afternerv ist in der Regel kaum ein Drittel so stark wie der mittlere hintere Mantelnerv (Nervus pallialis posterior medius). Doch schwankt seine Stärke beträchtlich. Oft kann er nicht ohne Mühe verfolgt werden; manchmal jedoch erweist er sich als ein verhältnismäßig kräftiger Ast. Dabei kann der Nerv der einen Seite an Stärke recht verschieden von dem der andern Seite sein. Ebenso brauchen die Ursprungsstellen des Nervenpaares durchaus nicht symmetrisch zueinander liegen. Es kann vorkommen, daß ein Nerv fast in der Symmetrieachse des Ganglions entspringt und auch seinen Weg längs derselben einschlägt, während der andre Nerv seinen gewöhnlichen Ausgangspunkt beibehält (Fig. 14 *nr*).

### Nervus superficialis (Fig. 11, 15 *ns*).

(Seitenzweig von Nervus branchialis minor et superficialis.)

Zu der Gruppe der Hautnerven gehört noch ein Nervenpaar, welches von Duvernoy und Keber übersehen worden ist und das nach der

Beschreibung Chatins wohl identisch sein muß mit dem nach jenem Autor benannten Paar der accessorischen Kiemennerven. Da nach meinen Beobachtungen jenes Kiemennervenpaar auch Anteil an der Innervierung der Haut hat, welche den Muskel bedeckt, so kann jeder einzelne Nerv dieses Paares Nervus branchialis minor et superficialis benannt werden (Fig. 11 *nbrm, ns*). Er verläßt das Visceralganglion an der Kante, die zwischen dem großen hinteren Mantelnerven (Nervus pallialis posterior maior) und dem Kiemennerven (Nervus branchialis) liegt. Seine Ursprungsstelle ist in der Nähe jenes Kiemennerven und zwar aboralwärts von diesem. Auch er entspringt der ventralen Oberfläche des Ganglions. Der Nerv ist in der Regel nicht ganz so stark wie der seitliche Mantelnerv (Nervus pallialis lateralis) und hat anfänglich dieselbe Richtung wie jener. Kurz nach dem Verlassen des Ganglions teilt er sich in zwei Äste. Der eine, oralwärts sich wendende Zweig wird im Zusammenhang mit der Innervation der Kiemen beschrieben werden (S. 449). Der andre, schwächere Zweig (Nervus superficialis) biegt aboralwärts um und verläuft parallel mit dem großen hinteren Mantelnerven (Fig. 11 *ns*). Er dringt nicht tief in das Gewebe ein, sondern bleibt an der Oberfläche und läuft ventral unter den Nerven her, die seitlich dem Ganglion entspringen. Er innerviert hauptsächlich die oralwärts vom großen Mantelnerven gelegene Region, wo er sich auch verzweigt. Die einzelnen Äste können wiederum untereinander in Verbindung stehen und so Plexusbildungen verursachen. Nicht selten tritt der Fall ein, daß ein Seitenzweig die Richtung des Nervus superficialis fortsetzt und schließlich in den äußeren Nebenast des großen hinteren Mantelnerven eindringt (Fig. 11 *ns'*).

### 4. Die Nerven des hinteren Adductors.

Abgesehen von einigen inkonstanten feineren Nebenästen der Mantel- und Hautnerven, welche in den hinteren Adductor eindringen können, sind es hauptsächlich drei Nervenpaare, welche diesen Muskel versorgen. Von diesen Nerven haben Duvernoy und Keber keinen besonders beschrieben. Chatin erwähnt kurz einen Nerven, welcher an der oralwärts gelegenen Kante des Ganglions entspringt und sich in den hinteren Adductor begibt. Nach seiner Beschreibung muß es sich um den ersten Nerven des hinteren Schließmuskels (Nervus adductoris posterioris I) handeln. Von den beiden andern, ungefähr ebenso kräftigen Nervenpaaren erwähnt er nichts.

Im Gegensatz zu den beschriebenen Mantel und Hautnerven ist für die Muskelnerven charakteristisch, daß sie aus der dem Muskel

anliegenden, dorsalen Fläche austreten. Hierbei können sie sich erst an den Seitenkanten vom Ganglion trennen oder aus den vom Rande entfernter liegenden Teilen jener dorsalen Fläche hervorgehen.

Nervus adductoris posterioris I (Fig. 11, 15 *nadpI*).

Ein solcher Nerv dieses Paares hat seinen Ursprung auf der dorsalen Fläche des Ganglions und zwar dorsalwärts von der Ursprungsstelle der Cerebrovisceralcommissur (Fig. 11 *nadpI*). Indem er sich dicht an den Adductor anschmiegt, nimmt er seinen Weg oralwärts und entfernt sich dabei von der Symmetrieachse des Tieres. Sein Aussehen kann sehr wechseln. Entweder hat er ein bandförmiges Äußere und ist dabei dorsoventral abgeplattet. Dann kann er in extremen Fällen fast so breit wie die Cerebrovisceralcommissur werden. In diesem Falle verläuft er meistens nicht lange an der Oberfläche des Adductors, sondern dringt bald in denselben ein, wobei seine Verästelungen innerhalb des Muskels ebenfalls bandförmig abgeplattet sind. Oder er hat von vornherein ungefähr die Stärke und das Äußere des kleineren hinteren Mantelnerven (Nervus pallialis posterior minor) und läuft dann oralwärts eine größere Strecke unter dem Adductor entlang. Dabei kann er sich soweit nach außen hin drehen, daß er schließlich parallel zur Anfangsrichtung des seitlichen Mantelnerven (Nervus pallialis medius) verläuft (Fig. 15 *nadpI*, rechts).

In einem Falle habe ich sogar beobachtet, daß der Nerv zuerst oralwärts verlief, dann nach außen umbog, sich analwärts wandte und dann erst in den Muskel eindrang.

Das Innervationsgebiet des Nerven ist somit der vom Ganglion aus oralwärts gelegene Teil des Adductors.

Nervus adductoris posterioris II (Fig. 11, 14, 15 *nadpII*).

Der zweite Adductornerv (Nervus adductoris posterioris II) entspringt ungefähr an derselben Stelle wie der seitliche Mantelnerv, meistens nur wenig oralwärts von diesem. Da er jedoch nicht, wie es bei jenem Nerven der Fall ist, von der ventralen, sondern von der dorsalen Seite des Ganglions ausgeht, so ist er von vornherein von dem Mantelnerv scharf gesondert. Seine Richtung ist fast dieselbe, wie die jenes Mantelnerven. Nur verläuft er mehr oralwärts (Fig. 11 *nadpII*). Wie es gewöhnlich bei Nerven, die in die Muskulatur eindringen oder durch dieselbe laufen, der Fall ist, hat er eine breite, in diesem Falle dorso-ventral abgeplattete Gestalt. Ausnahmsweise kann er auch in der Form eines länglich gestreckten Plexus das Ganglion

verlassen. Er liegt dicht unter dem Adductor und dringt in diesen ein, nachdem er in der Regel eine Strecke von 3—5 mm außerhalb des Muskels gelaufen ist. Nachdem der Nerv in den Adductor eingedrungen ist, teilt er sich in mehrere Äste, die sich mehr oder weniger dorsalwärts wenden und, indem sie sich zwischen den Muskelbündeln einschieben, ebenfalls abgeplattet sind. Das Innervationsgebiet dieses Nerven ist der mittlere Teil des hinteren Adductors (Fig. 15 *nadpII*).

Nervus adductoris posterioris III (Fig. 11, 14, 15 *nadpIII*).

Der dritte Muskelnerv (Nervus adductoris posterioris III) entspringt dorsal von der Stelle, an welche der große hintere Mantelnerv (Nervus pallialis posterior maior) das Ganglion verläßt und geht dabei ebenso, wie die andern Muskelnerven, von der dorsalen Fläche des Visceralganglions aus. Mitunter läuft er noch ein kurzes Stück mit jenem Nerven gemeinsam, so daß er ein Nebenast von diesem zu sein scheint, unterscheidet sich jedoch von dessen Seitenzweigen schon dadurch, daß er immer die dem Adductor anliegende Seite verläßt (Fig. 11 *nadpIII*). Die »echten« Nebenzweige des Mantelnerven entspringen dagegen der schmaleren Kante, wie vorher erwähnt wurde (S. 425).

In der Regel ist er etwas schmaler als der zweite Muskelnerv (Nervus adductoris posterioris II), hat aber im übrigen dasselbe abgeplattete Äußere. Er verläuft im Durchschnitt analwärts und ungefähr parallel zur Längsrichtung des Tieres (Fig. 11, 14, 15 *nadpII*). Doch kann es vorkommen, daß er in seinem ganzen Verlauf dorsal vom großen Mantelnerven liegt, also von jenem bedeckt erscheint. In andern Fällen kann er sich noch mehr von der Längsrichtung des Tieres entfernen und fast parallel zum seitlichen Mantelnerven (Nervus pallialis lateralis) verlaufen. Nachdem er gewöhnlich nur eine kurze Strecke außerhalb des Muskels gelaufen, dringt er in denselben ein und verästelt sich. Seine Verzweigungen sind morphologisch von derselben Beschaffenheit wie die Verästelungen der andern Adductornerven. Das Innervationsgebiet dieses dritten Muskelnervenpaares ist demnach der analwärts gelegene Teil des hinteren Adductors (Fig. 14, 15 *nadpIII*).

### 5. Verbindungsnerv zum Pedalganglion.

Nervus pedalis posterior (Fig. 1, 8, 10, 11, 14 *npp*).

Der Vorderkante des Visceralganglions entspringt ein kräftiger Nerv, der von Duvernoy und Keber als Nerv für den hinteren Retractor angeführt ist, bei Chatin merkwürdigerweise nicht erwähnt

wird. Rankin, der die Nerven des Bojanusschen Organs beschreibt, spricht von einem ziemlich starken Nerven, der ein Nebenast der Cerebrovisceralcommissur sein und in der Nähe des Visceralganglions sich von jenem abzweigen soll. Dieser Nerv verläuft »aufwärts und vorwärts und dringt in den Rückziehmuskel ein. Er scheint keine Zweige zum Bojanusschen Organ zu geben.« Nach dieser Beschreibung Rankins, der leider keine Abbildung beigefügt ist, welche diese Verhältnisse veranschaulichen und verdeutlichen könnte, muß es sich um jenen Nervus pedalis posterior handeln. Daß er als Nebenast der Cerebrovisceralcommissur aufgefaßt wird, mag vielleicht daraus zu erklären sein, daß er in seinem Anfang mit der Commissur ziemlich häufig eine mehr oder weniger lange Strecke verwachsen sein kann (Fig. 14 *npp*). Vielleicht hat Chatin dieselbe Auffassung wie Rankin gehabt und deswegen den Nerv nicht unter die Abzweigungen des Ganglions gerechnet. Ich habe nun in der Mehrzahl der Fälle beobachtet, daß jener Ast zwar in der Nähe der Cerebrovisceralcommissur, aber von dieser deutlich getrennt, das Ganglion verläßt. Die anfängliche Vereinigung beider Nerven zu einem einzigen ist doch minder oft anzutreffen.

Der Nerv verläßt das Ganglion, wie vorhin erwähnt wurde, an dessen oralwärts gelegener Kante unmittelbar neben der Ursprungsstelle der Cerebrovisceralcommissur. Er tritt hier zwischen Commissur und der Symmetrieachse des Ganglions aus (Fig. 11 *npp*). Anfänglich ist er sehr kräftig und von drehrunder Gestalt. Das rötliche Pigment des Ganglions verbreitet sich hier über die Oberfläche des Nerven. Bald nach seinen Austritt nimmt er an Stärke ab, bis er ungefähr ein Drittel so stark als die Cerebrovisceralcommissur ist Zugleich geht seine rötliche Färbung in den weißlichen Ton der Nerven über.

Er durchläuft zunächst das Bindegewebe, welches die beiden analwärts gelegenen Hälften des Nierensackes trennt; dann dringt er in jenen ein und nimmt dort dicht neben der Commissur und parallel zu ihr seinen Weg (Fig. 1 *npp*). Im Gegensatz zu Rankin habe ich gefunden, daß er während dieses Verlaufes Nebenäste abgibt. Allerdings sind dieses zarte und nicht sehr lange Fäden, die außerdem nicht konstant sind. Sie verlieren sich teils in den Falten des Nierensacks; teils können sie sich ventralwärts zum Boden des Bojanusschen Organs begeben, wo sie dort entweder frei endigen oder mit dem ersten Nerv des inneren Kiemenganges (Nervus ductus branchialis interni I) in Verbindung treten (Fig. 14 *ndbriI* u. *npp*). In der Nähe des hinteren Retractors angekommen, ändert er ein wenig seine Richtung dorsal-

wärts und dringt an der Außenseite des Retractors in diesen ein. Gleich nach oder kurz vor Eintritt in den Muskel biegt er nach der Ventralseite

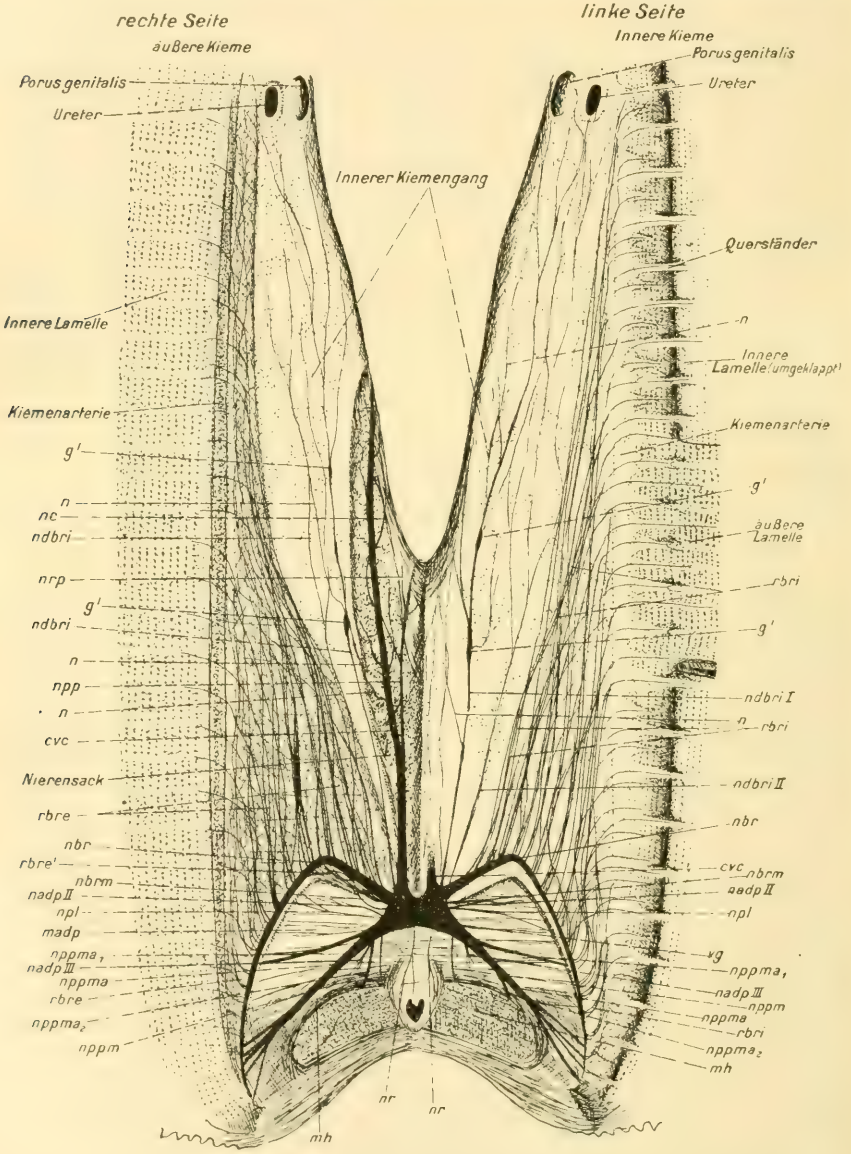



Fig. 14.

Der innere Kiemengang von der Ventralseite geöffnet. Auf der linken Seite ist von der inneren Kieme ein Stück der inneren Lamelle weggenommen. Auf der rechten Seite die Commissur, welche etwas zur Seite gebogen ist, mit den Nebennerven sowie die Nerven zur äußeren Kieme freigelegt und die ganze innere Kieme entfernt. (Erklärung der Buchstaben auf Seite 469.)

um, indem er parallel zur Längsrichtung des Muskels verläuft, und gibt an der jetzt oralwärts gelegenen Seite (Fig. 8, 14 *nrp*) einen feineren Ast ab, der Nervus retractoris posterioris heiße. Dieser setzt zunächst seine ursprüngliche orale Richtung fort, verästelt sich aber dann und verliert sich im Muskel.

Der Hauptnerv (Nervus pedalis posterior) dringt allmählich immer mehr in die Tiefe, bis er sich mitten im Muskel befindet und windet sich hier durch die einzelnen Muskelbündel, die teils parallel zu ihm laufen, teils ihn unter einem spitzen Winkel schneiden (Fig. 8 *npp*). Dabei ist seine Gestalt abgeflacht, derart, daß die schmaleren Kanten oralwärts und aboralwärts zu liegen kommen. Er verläuft nun weiter ventralwärts bis er in den Fuß gelangt, wo er einige Nebenäste abgibt.

Zwei davon sind konstant. Der eine, welcher Nervus superficialis pedis minor IV (Fig. 8, 10 *nspmIV*) benannt werden kann, entspringt an der oralwärts gelegenen Seite des Hauptnerven und verläuft auch oralwärts. Dabei befindet er sich in der Nähe und parallel zu dem in dieser Region liegenden Stück des Darmes (Fig. 10 *nspmIV*). Auf seinem Wege nähert er sich nach und nach der Körperoberfläche und nimmt dabei an Stärke, welche bei dessen Austritt fast diejenige des Hauptnerven erreicht, allmählich ab, bis er schließlich ungefähr in der Mitte der dorsalen Fußseite im Gewebe sich verliert. Ein andrer konstanter Ast zweigt sich in der Nähe der Ursprungsstelle des Nervus superficialis pedis IV ab, jedoch tritt er aus der aboralen Seite des Hauptnerven aus. Er kann mit Nervus superficialis pedis minor V bezeichnet werden (Fig. 8, 10 *nspmV*). Die Abzweigungsstellen beider Nerven sind insofern in ihrer Lage nicht konstant, als sie bald einander gegenüber liegen können; bald kann jede von beiden sich dorsal- bzw. ventralwärts von der andern befinden. Der Nervus superficialis pedis V verläuft nun direkt ventralwärts, d. h. der aboralen Kante des Fußes parallel. Anfänglich hat er ungefähr die Stärke des andern Nebenastes (Nervus superficialis pedis minor IV) und nimmt wie jener nach und nach an Durchmesser ab. Er nimmt seinen Weg nun zwischen dem Hauptnerven und jener aboralen Kante des Fußes und nähert sich, nachdem er zunächst die dorsoventral verlaufenden Ausläufer der Muskelzüge vom hinteren Retractor verlassen hat, ebenfalls immer mehr der Körperoberfläche, in deren Nähe er sich schließlich im Gewebe verliert (Fig. 8 *nspmV*).

Nachdem der Hauptnerv jene Nebenäste abgegeben hat, verläßt er bald darauf die Muskelzüge des Retractors und kommt mit den Keimdrüsen in Berührung (Fig. 8 *npp*). Er dringt jedoch nicht zwischen

dieselben ein, sondern verläuft zwischen ihnen und der sich über die Fußoberfläche hinziehenden Muskulatur. Da er allmählich schwächer wird und recht fest an der Muskulatur haftet, so gestaltet sich seine Präparation in dieser Körperregion recht schwierig. Zugleich verläuft er dicht neben dem Stück des Darmes, welches, im Fuße am meisten aboralwärts gelegen, dorso-ventral gerichtet ist, und zwar zu jenem parallel an dessen aboraler Seite (Fig. 10 *npp*). Gleichzeitig mit dem Darm ändert auch der Nerv seine Richtung, indem er seinen Weg oralwärts nach dem Pedalganglion zu nimmt. An dieser Krümmung kann er ventral- oder dorsalwärts Nebenäste abgeben, die, wenn sie vorhanden sind, sich der Körperoberfläche nähern und sich dann verzweigen. Doch sind diese Nerven in ihrer Anzahl, Lage und Verlauf recht variabel.

Der Nervus pedalis posterior hat sich nun auf dem Wege zum Pedalganglion der Körperoberfläche stetig genähert und ist dabei immer zarter geworden, bis er, in der Mitte seines oralwärts gerichteten Weges anfängt, wieder stärker zu werden und tiefer in den Fuß einzudringen. Hier gibt er einen Ast ab, der an seiner Dorsalseite entspringt und sich dorsalwärts wendet. Nachdem dieser die Keimdrüsen passiert hat, ohne in jene hinein Seitenzweige zu senden, dringt er in die Muskulatur der Körperoberfläche ein, wobei er sich dicht unter der Oberfläche verzweigt. Dieser im allgemeinen nicht sehr kräftige Nerv möge Nervus superficialis pedis minor VI (Fig. 8 *nspm VI*) heißen.

Der Hauptnerv wird nun immer stärker bis er ungefähr die ursprüngliche Dicke wieder erreicht und dringt so tief zwischen den Keimdrüsen ein, bis er auf den am meisten dorsalwärts gelegenen Nebenast des vierten Pedalnerven (Nervus pedalis IV) stößt, in welchen er dann unter einen spitzen Winkel einmündet. Die Lage dieser Vereinigungsstelle ist nicht bei jedem Tier dieselbe. Sie kann bald ganz in der Nähe des Pedalganglions sein, bald kann ihre Entfernung von demselben bis zu 1 cm betragen.

Durch diesen Nerven, den ich in seinem ganzen Verlauf bis jetzt noch von keinem Autor beschrieben gefunden habe, ist eine, scheinbar bis jetzt unbekannte, Verbindung des Pedalganglions mit dem Visceralganglion ohne Vermittlung des Cerebralganglions hergestellt. Während bis jetzt nur das Cerebralganglion durch die Commissuren mit den beiden andern Ganglien in Verbindung stehend angenommen wurden, ist durch diesen allerdings im Verhältnis zu den beiden Commissuren schwächeren Nervus pedalis posterior bewirkt, daß jedes der drei Hauptganglien mit jedem der beiden andern durch Nerven ohne Da-

zwischentreten eines dritten Ganglions verbunden ist. Man erhält so einen Nervenring auf jeder Seite des Tieres, der, wenn er vom Cerebralganglion aus in der Richtung auf das Pedalganglion zu durchlaufen ist, folgende Ganglien und Nerven enthält: Cerebralganglion — Cerebropedalcommissur — Pedalganglion — Nervus pedalis IV — Nervus pedalis posterior — Visceralganglion — Cerebrovisceralcommissur — Cerebralganglion.

Ferner ist außer diesem, sowie dem großen und kleinen Nervenring des Centralnervensystems (vgl. Einleitung) noch ein vierter — zwischen Pedal- und Visceralganglien — vorhanden. Geht man beim Durchlaufen dieses Ringes vom rechten Pedalganglion aus nach der rechten Hälfte des Visceralganglions zu, so erhält man folgende nervöse Elemente: Rechtes Pedalganglion — rechter Nervus pedalis IV — rechter Nervus pedalis posterior — Visceralganglion (rechte Hälfte) — Visceralganglion (linke Hälfte) — linker Nervus pedalis posterior — linker Nervus pedalis IV — linkes Pedalganglion.

### 6. Die Eingeweidenerven.

#### a. Hautnerven der inneren Kiemenganges.

Nervus ductus branchialis interni maior (Fig. 11, 13, 14 *ndbriI*).

Von den Hautnerven des Bojanusschen Organs ist der große Hautnerv des Organs Duvernoy und Keber bekannt gewesen und von ihnen abgebildet. Keber bezeichnet diesen Nerv als Hautnerv, d. h. als einen Nerven, der an der Oberfläche bleibt und nicht in das Bojanussche Organ eindringt, während Duvernoy ihn als Nerven für das Bojanussche Organ bezeichnet. Auch Rankin stellt fest, daß dieser Nerv nicht in das Bojanussche Organ eindringt, sondern lose im Boden eingebettet ist. Er hält es für nicht unwahrscheinlich, daß dieser Nerv an der Innervierung des Bojanusschen Organs beteiligt ist. Chatin hat, seiner Beschreibung nach zu urteilen, diesen Nerv als einen von den nach ihm benannten schwächeren Kiemennerven bezeichnet.

Zu den Beobachtungen obiger Autoren habe ich folgendes ergänzend hinzuzufügen: Der Nerv, welcher, wie früher erwähnt (S. 422), Nervus ductus branchialis interni maior heißen soll, entspringt an der oralwärts gelegenen Kante des Visceralganglions zwischen den Ursprungsstellen der Cerebrovisceralcommissur und der großen Kiemennerven (Nervus branchialis) (Fig. 11 *ndbriI*). Er verläßt das Ganglion als ein kräftiger, rötlich pigmentierter Nerv, der aber bald schwächer wird und seine Pigmentierung verliert. Nicht selten tritt der Fall

ein, daß der Nerv sich aus zwei, allerdings sehr kurzen Stämmen zusammensetzt, von welchen der eine sich vom Grunde der Cerebrovisceralcommissur loslöst, der andre die Ausgangsstelle des Kiemennerven verläßt (Fig. 11 rechts, *ndbriI*). Beide Zweige, sowie der aus ihrer Vereinigung hervorgegangene Nerv sind noch ein Stück pigmentiert. Dieser verläuft nun oralwärts und begibt sich gleichzeitig soweit ventralwärts, bis er dicht an der Oberfläche des Bodens vom Bojanusschen Organ zu liegen kommt. Um von dort aus den Nerv weiter verfolgen zu können, genügt es, bei einem mazerierten Tier das Epithel abzupinseln. Der Nerv läuft nun am Boden des Bojanusschen Organs hin, bis er in die Nähe des Porus genitalis, des Ureters, der Nierenspritze und der Keberschen Klappe kommt, Öffnungen, welche ziemlich dicht nebeneinander liegen (Fig. 13 *ndbriI*). Hier teilt er sich in eine Reihe von feineren Ästen, die teils untereinander Plexusbildungen eingehen, teils Ausläufer zu den einzelnen Öffnungen hinsenden, welche dort liegen. Die Anzahl und genauere Lage dieser Verästelungen ist aber nicht konstant, kann sich vielmehr auf jeder Seite desselben Tieres recht verschieden verhalten (Fig. 13, 14 *ndbriI*).

Was die Stärke des Nerven betrifft, so kommt dieselbe im Durchschnitt derjenigen des Nervus pedalis posterior gleich. Jedoch hat jener die Eigentümlichkeit, daß er in seinem Verlaufe hin und wieder so sehr an Dicke abnehmen kann, daß er sehr zart und dünn wird, dann aber plötzlich wieder kräftiger wird. Ferner löst er sich hin und wieder in eine Menge feiner Fäden auf, die dann eine Strecke parallel zueinander laufen und einen büschelförmigen Charakter tragen, dann sich aber wieder zu einem einzigen Strang vereinigen. Überhaupt trägt der Nerv mehr das Gepräge einer Anzahl feiner, bald mehr, bald weniger dicht nebeneinander herlaufender Fäden, als den eines kompakten Stranges (Fig. 13 *ndbriI*): Bemerkenswert sind plötzliche Anschwellungen des Nerven, die einen gangliösen Charakter tragen, orangefarben aussehen und feinere Nerven abgeben (Fig. 14 *g'*). Von solchen Anschwellungen, deren jeder Nerv mehrere besitzen kann, die aber im allgemeinen variabel sind, kommt eine solche Verdickung ziemlich regelmäßig in der Nähe der Stelle vor, an welcher das vereinigte Retractorenpaar den Boden des Bojanusschen Organs durchbricht. Es zeichnet sich durch seine besondere Größe aus — es kann fast bis zu 1 mm lang werden — und hat eine spindelförmige Gestalt. Wenn Nerven von diesen gangliösen Anschwellungen ausgehen, so können diese sowohl sich über den Boden des Bojanusschen Organs ausbreiten, als auch Verbindungsfäden nach der Cerebrovisceralcommissur oder

dem Nervus pedalis posterior hin darstellen (Fig. 14 *n*). Abzweigungen, welche ins Bojanussche Organ selbst eindringen und dort endigen, habe ich nicht beobachtet. Im übrigen sind alle diese feinen Verästelungen recht variabel.

Nervus ductus branchialis interni minor (Fig. 11, 13, 14 *ndbriII*).

Jener Nerv hat seinen Ursprung in dem Winkel, dessen Schenkel der Kiemennerv und der große Nerv des inneren Kiemenganges (Nervus ductus branchialis interni maior) bildet. Er tritt also dicht neben letzterem aus (Fig. 11 *ndbriII*). Wie jener, dringt auch er oralwärts und ventralwärts vor, bis er den Boden des Bojanusschen Organs erreicht. Wenn er auch im allgemeinen eine zu dem größeren Nerven des inneren Kiemenganges parallele Richtung einschlägt, so kann er in den einzelnen Phasen seines Verlaufs sich jenen bald nähern, bald sich von ihm wieder entfernen. Dabei verhält er sich hierin in jedem Einzelfalle verschieden. Er ist bedeutend schwächer als der andre Nerv, ist aber ebensowenig wie jener gleichmäßig stark, sondern kann in seinem Verlaufe die Stärke mehrfach wechseln. Ebenso hat er ein lockeres Gefüge, das dazu neigt, sich in einzelne zartere Fäden aufzulösen. Diese können sich mehr oder weniger voneinander trennen und sich dann wieder zu einer einzigen Masse vereinigen, oder aufgelöst bleiben und sich dann näher dem Boden des Bojanusschen Organs verbreiten (Fig. 14 *ndbriII*). In extremen Fällen kann der Nerv bald nach seinem Ursprung sich in solche feine Fäden zerteilen. Die Verästelungen des Nerven, die recht variabel sind, breiten sich über den Boden des Bojanusschen Organs aus, indem sie teils sich dort verlieren, teils mit den Verzweigungen des andern Nerven sich vereinigen (Fig. 13, 14 *ndbriII*). Gangliöse Anschwellungen habe ich für gewöhnlich nicht beobachtet.

Diesen Nerven findet man bei Duvernoy und Keber nicht abgebildet. Chatin hat diesen sowie den größeren Hautnerven des inneren Kiemenganges als Kiemennerven bezeichnet, während Rankin den kleineren Hautnerven ebenfalls nicht besonders erwähnt. Niemals dringen also jene Nerven oder ihre Verästelungen in das Innere des Bojanusschen Organs ein, wie Duvernoy von dem ihm bekannten Nerv glaubt, sondern sämtliche Verzweigungen beschränken sich, wie eben erwähnt wurde, auf den Boden des Organs und treten mit dem Ureter, der Nierenspritze, der Geschlechtsöffnung und der Keberschen Klappe nur an den Stellen in Verbindung, wo letztere an den Boden des Organs grenzen (Fig. 13 *ndbriI*, *ndbriII*). Gegen die Be-

zeichnung »Kiemennerven«, wie sie CHATIN für die Hautnerven des inneren Kiemenganges braucht, sprechen zunächst die eben angeführten Tatsachen, ferner der Umstand, daß von keinem einzigen feinen Ast eine Verbindung mit den Kiemen einwandfrei nachgewiesen werden kann, sondern daß ein solcher vielmehr, wenn er auch unter die von dem Kiemennerven (Nervus branchialis) ausgehenden Fäden sich mischt, er sich nur auf den Boden des BOJANUSschen Organs beschränkt. Die Nebenäste der Kiemennerven bilden vielmehr, wie später ausführlicher gezeigt wird (S. 446) auf dem Wege im Boden des Organs einen von jenen Hautnerven sich deutlich absetzenden und in ihrem Gesamthabitus von diesen recht verschiedenartigen Nervenkomplex.

### b. Die Kiemennerven.

Nervus branchialis (Fig. 1, 11, 12, 14, 15 *nbr*).

An den Ecken, an denen die orale Kante des Visceralganglions mit den beiden Seitenkanten zusammenstoßen, entspringt das Kiemennervenpaar. Obgleich ein solcher Kiemennerv (Nervus branchialis) bei seinem Austritt von beträchtlicher Stärke ist — er steht an Mächtigkeit nicht hinter der Cerebrovisceralcommissur an seiner Ursprungsstelle zurück, kann dieselbe mitunter sogar übertreffen — so entspringt er doch hauptsächlich der ventralen Fläche des Ganglions, auf welcher man fast bis zur Symmetrieachse seinen Weg verfolgen kann (Fig. 11 *nbr*). Zunächst wendet er sich schräg nach außen und oralwärts, biegt aber später plötzlich nach der aboralen Seite um und schlägt die Richtung nach der Ansatzstelle des aboralen Kiemenendes an den Mantel ein (Fig. 1, 14 *nbr*). Dabei verläuft er nicht in einer geraden Linie nach rückwärts, sondern in einer leichten, nach der Kieme zu convexen Kurve. Seine Stärke nimmt auf dem ganzen Wege stetig ab. Von den übrigen Nerven des Ganglions unterscheidet er sich in manchen Punkten: Schon äußerlich ist er von weit weniger fester Konsistenz als die übrigen Nerven. Er läßt sich zwar verhältnismäßig leicht freilegen, ist aber dabei sehr der Gefahr ausgesetzt, beschädigt zu werden, da er sehr brüchig ist. Diese leichte Verletzbarkeit ist nicht nur bei einem mit Salpetersäure behandelten, sondern auch bei einem frischen Tier vorhanden, und kann auch nach längerem Härten in Alkohol nur wenig beseitigt werden. Außerdem besitzt er während seines ganzen Verlaufs eine hellgelbe Färbung, während die übrigen Nerven, wenn überhaupt, nur an ihren Ursprungsstellen pigmentiert sind. Die sämtlichen andern, bis jetzt erwähnten Nerven des Visceralganglions, welche ihren Weg parallel zur Längsrichtung des Adductors oder nach rück-

wärts nehmen, liegen jenem Muskel mehr oder weniger dicht auf. Der Kiemennerv dagegen ist in seinem ganzen Verlauf in die Hautschicht eingelagert, welche den inneren Kiemengang dorsal abschließt und auch den Boden des Bojanusschen Organs bildet. Der aborale Rand dieser Hautschicht verläuft parallel zu diesem Nerven und in einer Entfernung von 1—2 mm von jenem, solange der Nerv seine Anfangsrichtung innehat; später, bei seinem Rückwärtslauf nähert der Rand sich ihm allmählich, bis er mit jenem an der Anwachsungsstelle der Kieme an den hinteren Mantelrand zusammentrifft (Fig. 1, 14 *nbr*). Dieser hintere Hautrand verwächst nun nicht mit dem Adductor, sondern biegt dorsal und oral um und läßt so zwischen sich und dem Muskel eine weite Öffnung zum äußern Kiemengange frei. Der Kiemennerv ist demnach nicht dem hinteren Adductor aufgelagert, sondern liegt in einer, von jenem durch einen weiten Spalt getrennten Hautschicht, verläuft somit am meisten ventral von den übrigen Nerven des Visceralganglions.

Bekannt ist der Kiemennerv samt seinen Nebenästen schon Duvernoy und Keber gewesen und auch von ihnen abgebildet. Von diesen beiden Autoren hat Duvernoy die richtigere und erschöpfendere Abbildung und Beschreibung gegeben, wenn auch in seiner Figur sich noch manche Ungenauigkeiten und Unrichtigkeiten vorfinden. Ich möchte nun die Nerven, welche vom Kiemennerven sich abzweigen, um die Kiemen zu versorgen, in zwei Gruppen einteilen: in die Gruppe der Nerven, welche zur inneren, und in die Gruppe derjenigen, welche zur äußeren Kieme laufen. Sie mögen Rami branchiae internae bzw. Rami branchiae externae benannt werden.

### Rami branchiae internae (Fig. 11, 14, 16 *rbri*).

Die Nerven, denen die Versorgung der inneren Kieme obliegt, verlassen den Kiemennerv an dessen oraler Kante, und zwar liegen ihre Austrittsstellen an der Ventralseite des Nerven, also sehr dicht unter der Oberfläche der Haut, welche den inneren Kiemengang dorsal abschließt (Fig. 14 *rbre*). Sie sind in großer Anzahl vorhanden und einzeln sehr zarte Nerven, welche den Kiemennerv meistens büschelweise verlassen (Fig. 11 *rbri*). Hin und wieder kommt es allerdings vor, daß ein solches Büschel bei seinem Austritt zu einem stärkeren Ast verschmilzt und sich erst später in eine Anzahl feinerer Nerven auflöst. Wenn nun Duvernoy in seiner Figur besonders die oralwärts verlaufenden Nerven nur in der zuletzt beschriebenen Form austreten läßt, so mag er vielleicht bei der damaligen Unvollkommenheit der

optischen Hilfsmittel die Auflösung eines solchen Büschels in einzelne Nerven nicht haben sehen können.

Da der größere Abschnitt der Kiemen oralwärts vom Kiemennerven gelegen ist, so laufen die meisten Nervenfäden nach vorn. Dabei sind sie im Boden des Bojanusschen Organs eingebettet und liegen so dicht unter der Oberfläche, daß man sie bei einem mit Salpetersäure behandelten Tier durch bloßes Abpinseln des Epithels freilegen kann. Sie verbreiten sich jedoch nicht über die ganze Oberfläche des Bodens, sondern nähern sich sehr bald der Kiemenansatzstelle. Die Fläche, welche von diesen Nerven durchzogen wird, hat die Gestalt eines spitzwinkligen Dreiecks, dessen kleinster Winkel mit seinem Scheitel ungefähr zwischen Kieme und Ureter liegt (Fig. 14 *rbri*). Dieses Gebiet hebt sich scharf von der Region ab, welches von den Nerven des inneren Kiemenganges durchzogen wird, viel schärfer, als es in der Abbildung von Duvernoy dargestellt ist.

Die Nerven, welche auf jener dreieckigen Fläche verlaufen, bilden nun ein sehr dichtes Geflecht miteinander, welches besonders nicht weit oralwärts vom Kiemennerven sich so verdichten kann, daß eine Reihe benachbarter Fäden zu einem einzigen stärkeren Ast für eine kurze Strecke verschmelzen können, um sich später allerdings wieder in einzelne Fäden aufzulösen. Überhaupt neigen diese Nerven so sehr zu Fusionen miteinander, daß es nicht möglich ist, von den nach vorn laufenden Zweigen einen von Anfang bis zu Ende von seiner Umgebung zu isolieren. Am oralen Ende der Kiemenanwachsungsstelle lichtet sich das Geflecht immer mehr, und am aboralen Ende, wo die Zweige von dem hier rückwärts laufenden Kiemennerv direkt in die Kieme wandern, ohne so sehr zu Plexusbildungen zu neigen, ist es möglich, einen solchen Nervenfaden zu isolieren (Fig. 14 *rbri*).

Nachdem die Nervenstränge in die Nähe der Kiemenarterie gekommen sind, überqueren sie dieselbe an ihrer Ventralseite. Die Kiemenarterie sendet nun in regelmäßigen Intervallen zum inneren Kiemenblatt Arterien ab, welche an der Innenseite — bei dem in Fig. 14 dargestellten Präparat an der Ventralseite — der die beiden Kiemenlamellen verbindenden Querständern gelegen sind. Längs jeder solcher Nebenarterie verläuft in der Regel ein feiner Nerv zum inneren Kiemenblatt (Fig. 14 *rbri*). Das äußere Blatt der inneren Kieme wird von Nerven versorgt, welche ebenfalls die Ventralseite jener Kiemenarterie kreuzen, und von denen dann je ein Nerv an den Nebenarterien entlang läuft, die in vorliegendem Präparat (Fig. 14) an der ventralen Seite zur äußeren Lamelle laufen. Ausnahmsweise können von diesen

Arterien, die ebenfalls in regelmäßigen Intervallen in die Kieme eintreten, die eine oder andre mehr als einen Nerven aufweisen. Dagegen

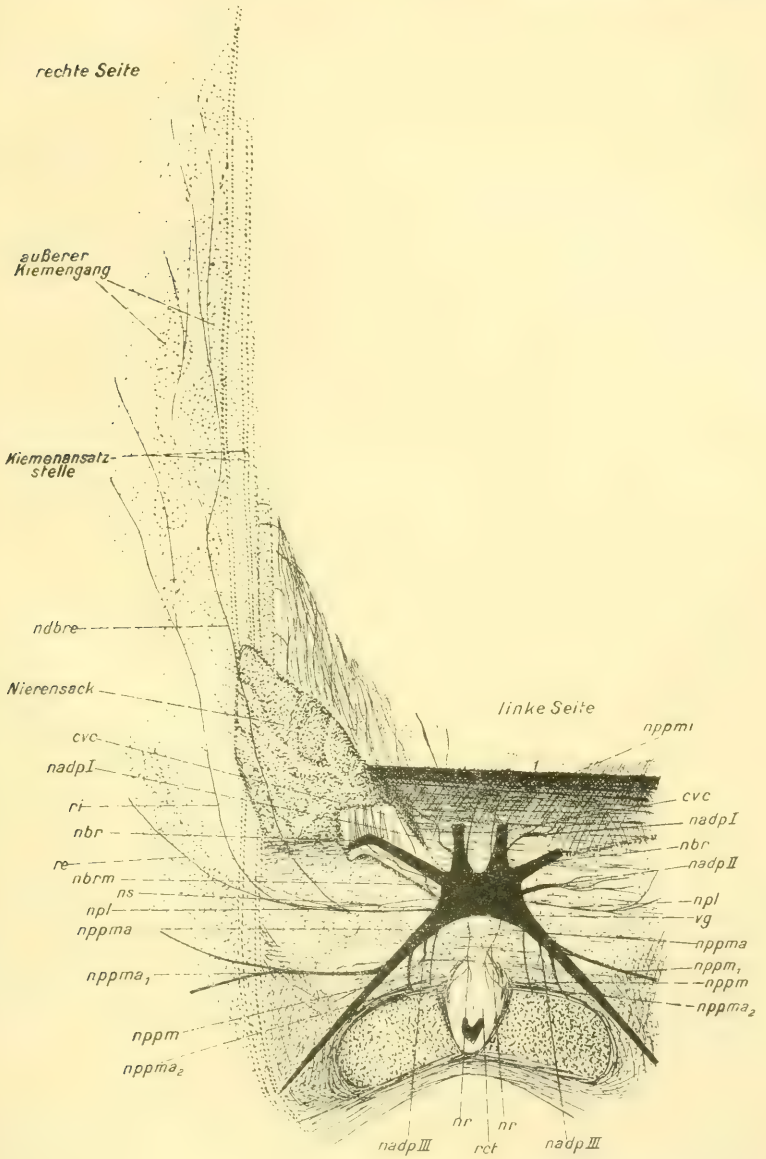



Fig. 15.

Hinterer Adductor und rechter äußerer Kiemengang von der Ventralseite freigelegt. (Erklärung der Buchstaben auf Seite 469.)

kann öfters beobachtet werden, daß sich jene Nerven schon während ihres Verlaufs längs der Nebenarterie verzweigen.

### Rami branchiae externae (Fig. 14, 16 *rbre*).

Trägt man die Hautschicht jener dreieckigen, von den Nerven zur inneren Kieme durchzogenen, Fläche ab, so trifft man eine zweite Lage von Nerven an, nämlich Zweige, welche die äußere Kieme versorgen (Fig. 14 *nbre*). Sie entspringen zum großen Teil ebenfalls an der vorderen Kante des Kiemennerven, aber dorsal von der Ursprungsstelle der Nerven zur inneren Kieme. Eine Anzahl jener Nerven aber hat ihren Ursprung an der aboralen Seite (Fig. 14 *rbre'*), biegt aber dann oralwärts um, überquert dorsal den Kiemennerven und mischt sich unter die andern Nerven dieser Gruppe. Im übrigen stimmen jene Nerven in ihrem Verhalten sowohl an der Ursprungsstelle als auch während ihres Verlaufes zur Ansatzstelle der äußeren Kieme mit den zur inneren Kieme führenden Strängen überein.

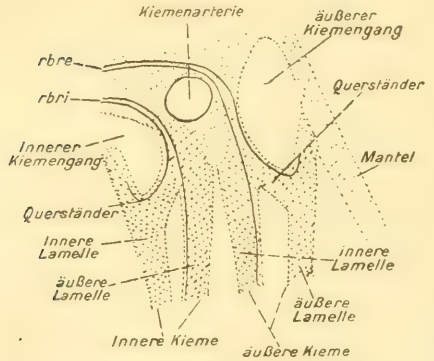



Fig. 16.
Schematischer Querschnitt durch eine innere und äußere Kieme.

In der Nähe der äußeren Kieme überqueren sie dorsal die Kiemenarterie und stellen sich senkrecht zur Längsachse der Kiemen (Fig. 14, 16 *rbre*). In derselben Weise, wie bei der inneren Kieme dringen hier die einzelnen Fäden in die äußere Kieme ein (Fig. 16 *rbri, rbre*): Um zum äußeren Blatt zu gelangen, schlagen sie den gleichen Weg ein wie die Nebenarterien, welche die Querständer entlang zu jener Lamelle sich hinziehen. Zum inneren Blatt begeben sie sich längs der dorthin führenden Nebenarterien (Fig. 16 *rbre*). Auch hier gehört in der Regel nur ein Nerv zu jeder Nebenarterie.

### Das Osphradium.

Der große Kiemennerv (Nervus branchialis) ist ferner auch insofern beachtenswert, als er das von Spengel entdeckte und nach ihm benannte »Geruchsorgan«, das Osphradium innerviert. Da aber die Beschreibung dieser Verhältnisse nicht in den Rahmen dieser Arbeit

hineingehört, weil jene nur histologisch untersucht werden können, so sei an dieser Stelle nur auf die Arbeit von Freidenfelt hingewiesen, der das Centralnervensystem von *Anodonta* histologisch behandelt und auch das Osphradium berücksichtigt hat.

Nervus branchialis minor (Fig. 11, 14 *nbrm*).

Dem bei *Anodonta cygnea* und *Anodonta anatina* von Chatin entdeckten und beschriebenen Nerv entspricht bei *Anodonta cellensis* ein Ast, der mit dem früher beschriebenen Hautnerven (Nervus superficialis (S. 434) aus einer gemeinsamen Wurzel hervorgeht (Fig. 11, 14 *nbrm*). Der oralwärts verlaufende Ast (Nervus branchialis minor), der kräftigere von den beiden verläuft zunächst oralwärts und begibt sich in die Hautschicht hinein, in welche der große Kiemennerv (Nervus branchialis) eingelagert ist. Dort biegt er dann aboralwärts — wenigstens in vielen Fällen — um und verästelt sich unmittelbar darauf. Seine Verzweigungen mischen sich sofort unter die Nebenäste des großen Kiemennerven und können dann nicht weiter verfolgt werden (Fig. 14 *nbrm*).

### c. Seitennerven der Cerebrovisceralcommissur und Magengeflecht (Plexus solaris).

Mit Ausnahme der Kiemennerven sowie einiger Nebenäste des hinteren Pedalnerven (Nervus pedalis posterior), die in die Wandungen des Bojanusschen Organs dringen, sind bis jetzt noch keine Nerven beschrieben worden, welche nachgewiesenermaßen die Eingeweide versorgen. Wie bei der Beschreibung der im Fuß verlaufenden Nerven gezeigt wurde, scheint keiner der früher mit »Eingeweidenerven« bezeichneten Nerven in den Wandungen des Darmes oder im Bereich der Mitteldarmdrüse oder Keimdrüse zu endigen, sondern jene verästeln sich in der dort liegenden Muskulatur. Ebenso beschränken sich die vom Cerebralganglion ausgehenden Nerven, soweit sie nicht Commissuren sind, auf die Versorgung der Regionen, welche zur Körperoberfläche gehören oder aus dieser hervorgegangen sind, nämlich des Mantels, der Mundsegel, der Statocyste, des Mundes und der Muskulatur.

Auch die oralwärts vom Visceralganglion entspringenden und den Boden des Bojanusschen Organs entlang laufenden Nerven dringen, wie Rankin nachgewiesen hat, nicht in letzteres ein, sondern beschränken sich auf die Oberfläche des Bodens. Etwaige feinere Seitenzweige, die, wie früher erwähnt wurde (S. 442), dennoch in den Bereich des Nierensackes sich begeben, endigen dort nicht frei, sondern

stellen Verbindungsfäden mit der Cerebrovisceralcommissur oder dem Nervus pedalis posterior dar.

Dagegen kann ich die Angaben von Duvernoy, Keber und Rankin über den Verlauf von Nerven, welche, von der Cerebrovisceralcommissur ausgehend, die Eingeweide innervieren, bestätigen und ergänzen.

Wie früher schon erwähnt wurde, gibt die Cerebrovisceralcommissur beim Durchtritt durch die Mitteldarmdrüse drei stärkere Äste ab, welche sich zur Wandung des Magens begeben. Keber und Duvernoy haben nur einen, den stärksten, abgebildet und beschrieben. Diese drei Nerven mögen, vom Cerebralganglion aus gerechnet: Nervus gastricus I, II, III, heißen.

### Nervus gastricus I (Fig. 6, 19 *ngI*).

Dieser Nerv, dessen Stärke ziemlich schwankt, entspringt der Cerebrovisceralcommissur kurz nach ihrem Eintritt in die Mitteldarmdrüse und zwar gewöhnlich an deren Außenseite. Er ist in seinem Gesamtverlauf aboral und nach der Innenseite des Tieres zu gerichtet. Im einzelnen aber kann er sich in mannigfaltigen Windungen nach den verschiedensten Richtungen des Raumes hin ergehen, wobei er den Gängen der Mitteldarmdrüse folgt (Fig. 19 *ngI*). Da er wegen dieses Verlaufes, der in seinen Einzelheiten durchaus nicht konstant ist, mitunter von der Commissur aus schwierig zu präparieren ist, vielmehr leicht durchschnitten werden kann, ehe man auf ihn stößt, so empfiehlt sich folgendes Verfahren, das aus denselben Gründen auch bei der Präparation der andern Magennerven zweckdienlich ist:

Man schneide vom Mund aus Oesophagus und Magen an der Dorsalseite auf und klappe die Hälften auseinander. Man erhält nun ein Präparat, das zwar das Innere des Magens, wie auch F. Gutheil betont, nicht ohne Verzerrungen darstellt, die Lage der Nerven in dieser Region aber desto klarer und übersichtlicher zur Veranschaulichung bringen läßt. Ein solches Präparat ist in Fig. 19 dargestellt. Legt man nun das Magengeflecht, welches später noch beschrieben wird, frei, so stößt man auf einen stärkeren Ast (Fig. 19 *ngI*), welcher, häufig unter Benutzung von einer der vorderen Leberöffnungen, in die Mitteldarmdrüse eindringt und unter mannigfachen Windungen schließlich die Commissur erreicht.

### Nervus gastricus II (Fig. 6, 19 *ngII*).

Der zweite Magennerv (Nervus gastricus II) ist in der Regel der stärkste jener drei Äste und kann in seinem Anfang an Mächtigkeit

fast die Commissur erreichen. Er entspringt ihr, bevor sie die Mitteldarmdrüse verläßt und zwar meistens an ihrer Dorsalseite. Da jener Nerv in ziemlich gerader Linie oder in schwacher Kurve aboral und dorsal sich nach dem dorsalen Teil der Magenwandung begibt, so ist er am leichtesten von den drei Nerven präparierbar, besonders nach dem vorhin vorgeschlagenen Verfahren. Auf seinem Wege zur Magenwand kann er sich schon verzweigen. Sämtliche Verästelungen gehen aber bis zur Magenwand durch, wo sie die dorsale Region der Wandung innervieren und sich dort mit dem Magengeflecht vereinigen (Fig. 19 *ngII*).

### Nervus gastricus III (Fig. 6, 19 *ngIII*).

Ganz in der Nähe des zweiten Magennerven (Nervus gastricus II) verläßt der dritte Magennerv (Nervus gastricus III) die Commissur. Er entspringt in der Regel oralwärts von jenem Nerven und ebenfalls an der Dorsalseite der Commissur. Seltener sind beide Nerven anfänglich ein kurzes Stück miteinander vereinigt. Der dritte Magennerv, gewöhnlich schwächer als der zweite, begibt sich, wie die beiden andre Äste, ebenfalls in das Innere hinein, häufig einen Leberkanal benutzend, und verläuft mitunter zunächst oralwärts, biegt dann aber nach der aboralen Seite um (Fig. 19 *ngIII*). Er sucht ungefähr die Region der Magenwandung auf, die in gleicher Höhe wie die Commissur an dieser Stelle sich befindet (Fig. 6 *ngIII*) und vereinigt sich dort mit dem Magengeflecht.

### Plexus solaris (Fig. 19).

Keber und Duvernoy haben unabhängig voneinander ein Nervengeflecht erwähnt, welches sich in der Magenwand ausbreitet und in den Darm sowie Oesophagus hinein Ausläufer sendet. Keber, dem die Priorität dieser Entdeckung gebührt, scheint, nach seiner Beschreibung und seinen Abbildungen zu urteilen, auch an dieser Stelle außer den wirklichen Nerven Keimschläuche des Bucephalus nach Baer, sowie bindegewebsartige Elemente für Nerven angesehen und so Richtiges mit Falschem vermengt zu haben. Die Abbildung von Duvernoy, der das Magengeflecht nur mit wenigen Worten streift, ist zwar frei von jenen Irrtümern, gibt aber doch nicht den richtigen Charakter dieses Geflechtes wieder.

Nach meinen Befunden besteht das Magengeflecht (Plexus solaris) aus einer Anzahl stärkerer und feinerer Nerven, welche, teils untereinander in Verbindung stehend, teils frei endigend, die ganze Magenwand überziehen (Fig. 19 *pls*). Da in Fig. 19 der Magen dorsal

aufgeschnitten dargestellt ist, so ist die Verbindung der Nerven untereinander an der Dorsalseite unterbrochen. Wenn auch die einzelnen Nervenstränge ziemlich regellos und bei jedem Tier verschieden sich ausbreiten, so läßt das Geflecht doch eine gewisse Gesetzmäßigkeit erkennen: Dadurch, daß die ersten und dritten Magennerven (Nervus gastricus I, III) untereinander durch stärkere Äste in Verbindung stehen, welche allerdings im Einzelnen ein recht verschiedenes Verhalten zeigen, entstehen in der Längsrichtung des Tieres an der Magenwand zwei Nervenbahnen. Diese, längs verlaufenden Nerven stehen miteinander durch einen oder mehrere kürzere Querstränge, die in dem ventralen Teil des Magens zu finden sind, in Verbindung. Duvernoy und Keber sprechen dagegen nur von einer dorsalen Vereinigung der Nerven. Dorsalwärts setzen sich jene Nerven in kräftige Stränge fort, welche sich verzweigen, besonders die Dorsalwand mit stärkeren Ästen überziehen und den zweiten Magennerven (Nervus gastricus II) aufnehmen. Von den stärkeren Ästen gehen feinere ab, die in der Magenwand endigen und in den Darm eindringen, aber bald so zart werden, daß sie nicht weit zu verfolgen sind. Die Magennerven liegen dicht unter der Oberfläche, so daß sie bei einem gut mazerierten Exemplar durch bloßes Abpinseln der Oberfläche frei zu legen sind. Nur, wenn sie in Verbindungsfäden zu den Commissuren übergehen, dringen sie in die Mitteldarmdrüse ein.

Wenn man auch deutlich stärkere und schwächere Nerven unterscheiden kann, so ist doch der einzelne Nerv vielfach so gestaltet, daß er an Stärke ziemlich plötzlich zu- oder abnimmt. Besonders die stärkeren Magennerven pflegen mitunter die Stärke der Commissur zu erreichen, wobei sie allerdings keinen drehrunden Querschnitt haben, sondern von abgeplatteter Gestalt sind und sich dabei vielfach in eine Menge feinster, miteinander parallel verlaufender Fäden auflösen. Diese Fäden verschmelzen dann wieder zu einem einzigen Ast, der dann wieder an Stärke abnimmt (Fig. 19 *p*). Eine nicht seltene Erscheinung ist es, daß ein kräftiger Nerv sich ebenfalls in eine Menge feiner Fäden zerteilt, diese sich aber büschelförmig zerstreuen und in der Magenwand sich verlieren.

Das Magengeflecht entsendet auch in den Oesophagus hinein Zweige, die bis zum Munde verlaufen und sich mit dem dortigen Nervengeflecht (Plexus labialis) vereinigen. Die einzelnen Nervenfäden sind von außerordentlicher Feinheit und nicht leicht zu verfolgen, wenn auch ihre Stärke während des Verlaufs wechseln kann (Fig. 19 *o*). Sie sind scheinbar häufiger an den Seitenwandungen als an den dorsalen

oder ventralen Wänden anzutreffen, können aber leicht mit andern Elementen verwechselt werden. Sie senden Seitenäste aus, die miteinander verschmelzen oder frei endigen. Sonst herrscht in der Innervatur des Oesophagus keine besondere Gesetzmäßigkeit.

Wenn KEBER außerdem noch von einem kleineren Ganglion, daß sich im Magengeflecht befinden soll, und von einem Nerven spricht, der diesem Ganglion entspringen und, die Wandung der vorderen Aorta entlang laufend, nach dem Herzen laufen soll, so habe ich nichts dergleichen gesehen. Es wird vielleicht eine plötzliche Verbreiterung eines starken Nerven des Magenplexus für ein Ganglion gehalten worden sein; oder KEBER hat auch hier wieder den Fehler begangen, daß er andere Elemente für Nerven hielt.

### Nervi genitales (Fig. 13 *ngen*).

Beim Durchtritt der Cerebrovisceralcommissur durch die Keimdrüsen zwingen sich sowohl an deren Außenfläche, als auch an der Innenseite einige feinere Nerven ab, die in die Region der Keimdrüsen eindringen, aber wegen ihrer Feinheit nicht weit verfolgt werden können. Sie sind auf dieser ganzen Strecke bis zum Eintritt der Commissur in das BOJANUSsche Organ anzutreffen, im übrigen aber weder an Zahl noch in ihrer Lage konstant, so daß eine genauere Beschreibung ihres Verlaufs und ihres Verhaltens sich erübrigt (Fig. 13 *ngen*).

### Die Nerven des BOJANUSschen Organs.

Während DUVERNOY gar keine, KEBER höchst dürftige und unklare oder sogar direkt falsche Angaben über die Seitennerven der Cerebrovisceralcommissur im Bereich des BOJANUSschen Organs macht, hat RANKIN in seiner Abhandlung des BOJANUSschen Organs dessen Innervation beschrieben und die früheren Angaben ergänzt und berichtigt. Leider ist bei der Nachprüfung seiner Ergebnisse dadurch eine nicht geringe Schwierigkeit und die Möglichkeit von Mißverständnissen vorhanden, daß er gerade für die Innervation des BOJANUSschen Organs keine Abbildung gegeben hat.

RANKIN gibt zwei Nervenpaare an, von denen eins am vorderen Ende des Organs die Commissur verläßt und zwar an deren inneren Seite, hinter der KEBERschen Klappe. Nach seiner weiteren Beschreibung zu urteilen, muß es sich um ein Nervenpaar handeln, das nach meinen Beobachtungen an dieser Stelle entspringt und im großen und ganzen dasselbe Verhalten wie das von RANKIN angegebene Paar zeigt. Abweichungen im einzelnen lassen sich daraus erklären, daß

das Verhalten solcher untergeordneter Nerven nicht nur bei verschiedenen Species, sondern auch bei den einzelnen Individuen derselben Art mitunter recht verschieden sein kann. Jener Nerv, der Nervus sinus venosi heißen möge, trägt folgendes Gepräge:

### Nervus sinus venosi (Fig. 13 *nsv*).

Sein Ursprung liegt an der Innenseite der Commissur aboralwärts von der Keberschen Klappe. In der Regel teilt er sich schon kurz nach dem Verlassen der Commissur in zwei Äste, von denen der eine aboralwärts am Boden des Sinus entlang läuft und sich schließlich in dem Geflecht seiner Wandung verliert. Der andere Ast begibt sich auf die Kebersche Klappe zu und endigt in der Nähe der Ansatzstelle des unpaaren Muskels an die Wandung des Bojanusschen Organs, ein Umstand, der von Rankin nicht erwähnt ist. Ferner habe ich hinzuzufügen, daß die Ursprungsstellen des rechten und linken Nerven nicht regelmäßig einander gegenüber zu liegen brauchen. Häufiger ist sogar der Fall, daß bald der rechte, bald der linke Nerv oralwärts von dem andern entspringt (Fig. 13 *nsv*). Bemerkenswert ist auch, daß ziemlich häufig jenes Nervenpaar durch einen Querast miteinander in Verbindung steht.

### Nervus uretris (Fig. 13 *nu*).

Ein Nerv, der ungefähr dieselbe Stärke wie der Nervus sinus venosi besitzt, und auch in jener Region die Cerebrovisceralcommissur verläßt, ist von Rankin übersehen worden. Er möge Nervus uretris heißen. Jener verläßt an der Außenseite, und zwar etwas ventral, die Commissur und begibt sich durch das Gewebe des Sinus venosus hindurch in die Falten des Nierensackes hinein. Dort kann er einige feinere Äste abgeben, die aber, wie der Hauptstamm, zum Boden des Bojanusschen Organs durchdringen. Auf seinem Wege hat nun der Nerv sich allmählich oralwärts gewandt, so daß er mit dem Geflecht der Nerven des inneren Kiemenganges (Nervus ductus branchialis interni I, II) unter einem spitzen Winkel zusammentrifft. Im Boden des Bojanusschen Organs verästelt er sich und läßt seine Zweige gegen den Ureter und zum Teil auch gegen die Nierenspritze ausstrahlen, wo sie sich unter die Ausläufer jener Nerven des inneren Kiemenganges mischen (Fig. 13 *nu*).

Außer jenen beiden konstanten Ästen verlassen noch einige schwächere und kürzere Nerven die Commissur auf ihrem Wege unter dem Sinus venosus her. Sie dringen in die Falten des Nierensackes ein

oder gelangen bis zum Boden des Bojanusschen Organs, wo sie sich verästeln und auch mit den dort verlaufenden Hautnerven verschmelzen, sind aber sonst in ihrem ganzen Verhalten recht variabel.

Erwähnenswert ist ferner, daß auf dem ganzen Wege, den beide Commissuren nebeneinander machen, hin und wieder feinere Queräste jene verbinden können. Außerdem zweigt sich mitunter von einer Commissur ein feiner Ast ab, läuft ein Stück mit dieser parallel und vereinigt sich wieder mit dem Hauptstamm (Fig. 13, 14 *nc*).

Keber hat nun ein reiches Nervengeflecht in der Wandung des Sinus venosus beschreiben und abgebildet, welches in jede sich abzweigende Vene einen Ast hineinsendet. Wie schon Rankin betont, sind sämtliche »Nerven« aber nichts weiter als Bindegewebsstränge des Sinus. Dieser Irrtum ist allerdings begreiflich, da sich im ganzen Bojanusschen Organ Nerven von andern Geweben makroskopisch oft schwer unterscheiden lassen und man mitunter nur durch den Zusammenhang mit der Commissur oder andern bekannten Nerven solche Stränge als Nerven erkennen kann.

Das zweite Nervenpaar, das Rankin erwähnt, entspringt nach seinen Angaben in der Nähe des Visceralganglions der Commissur und dringt schließlich in den hinteren Retractor ein. Da diese Nerven ziemlich kräftig sein sollen, so kann es sich hier nur um die beiden schon früher beschriebenen hinteren Pedalnerven (Nervi pedales posteriores) handeln (S. 436).

Außer diesem Nervenpaar habe ich noch eine Anzahl Nerven feststellen können, die sich auf dem Wege der Commissur zwischen dem hinteren Retractor und dem Visceralganglion von jener abzweigen. Ein Teil von ihnen läuft die Falten des Nierensackes entlang und endigen dort. Andre stellen Verbindungen zwischen dem hinteren Pedalnerven und der Commissur her und treten in den größeren Hautnerven des inneren Kiemenganges (Nervus ductus branchialis interni I) ein (vgl. S. 449). Nicht selten sind Seitenzweige zum hinteren Retractor vorhanden.

Die übrigen Nerven, welche früher als Nerven betrachtet wurden, die zur Innervierung des Bojanusschen Organs dienen sollten, aber schon von Rankin nur als Hautnerven des inneren Kiemenganges erkannt worden sind, haben an früherer Stelle Erwähnung gefunden.

## IV. Die Innervierung des Mantelrandes.

Das Nervensystem des Mantelrandes, von Bronn und andren »peripheres Nervensystem« genannt, ist von Duvernoy entdeckt und

außer bei vielen Lamellibranchiaten auch bei *Anodonta* beschrieben werden. Es wird von dem Mantelrandnerven (Nervus circumpallialis) und dem Mantelrandplexus (Plexus circumpallialis) gebildet. Keber sind diese Nerven unbekannt geblieben. Seit jener Zeit ist die Morphologie jenes Nervensystems von keinem Autor mehr bei *Anodonta* behandelt worden; sondern es wird in dieser Hinsicht bis jetzt noch auf die Arbeit von Duvernoy bezug genommen. So stützt sich Rawitz in seinen Abhandlungen über den Mantelrand der Acephalen, in denen auch *Anodonta* berücksichtigt wird, in betreff der Morphologie der Nerven auf Duvernoy, ohne etwas Neues in dieser Beziehung zu bringen.

### 1. Mantelrandnerv.

Nervus circumpallialis (Fig. 5 *ncp*).

Von Duvernoy ist der Mantelrandnerv (Nervus circumpallialis) bei *Anodonta* kurz beschrieben und in einer Abbildung dargestellt worden, die meines Wissens bis jetzt noch durch keine bessere übertroffen worden ist. Dennoch gibt sie den Verlauf des Nerven nicht ganz richtig wieder und läßt auch dessen Lageverhältnisse zu dem benachbarten Gewebe vermissen. Wie in der Einleitung gesagt wurde, umläuft jener Nerv nicht den gesamten Mantelrand der rechten und linken Seite ohne Unterbrechung, sondern zerfällt in zwei symmetrische Abschnitte, die am Vorder- und Hinterende des Tieres in die Mantelnerven übergehen, mithin auf jeder Seite des Tieres mit Mantelnerven und der Commissur einen Nervenring bilden. Das Tier gehört also dem nach Duvernoy benannten zweikreisigen Typ an (vgl. Einleitung, S. 390).

Verfolgt man den Nerv (Fig. 5 *ncp*) von seiner Ursprungsstelle am aboralen Ende des Tieres an in der Richtung auf das Vorderende zu, so soll nach Duvernoy sich der Nerv aus dem oralen Seitenzweig des Astes ($nppma_1$) bilden, welcher vom großen hinteren Mantelnerven (Fig. 5 *nppma*) an der Außenseite entspringt (Fig. 5 $nppma_1$). Nach meiner Beobachtung findet jener orale Seitenzweig beim Eintritt in den Mantelrand regelmäßig schon einen Mantelrandnerven vor. Dieser entsteht gewöhnlich aus einem Seitenzweig des großen Mantelnerven, der aboral von jenem Aste ($nppma_1$) an der Außenseite entspringt (Fig. 5 $nppma_3$). Die Differenzierung des Mantelrandnerven erfolgt also schon in der Region des Mantelrandes, welche den Branchialsipho bildet. Auf seinem ganzen Wege läuft er nun den Mantelrand entlang in der Nähe von dessen Innenkante, d. h. der Kante, welche an die

Mantelfläche grenzt, jedoch außerhalb der kleinen Muskelbündel, welche, dicht nebeneinander gelagert, sich an der Innenkante des Mantelrandes entlang ziehen (Fig. 18 *ncp*).

Die Vereinigung eines von der Mantelfläche herkommenden Nerven mit jenem mäßig starken und in mittlerer Tiefe liegenden Randnerven geschieht in folgender Weise:

Nachdem ein solcher Mantelnerv die kleinen Muskelbündel durchquert hat, biegt er in den Mantelrandnerven ein, wobei an der Vereinigungsstelle recht häufig eine kleine, gangliöse Anschwellung zu bemerken ist. Öfters gabelt er sich in zwei Äste, die bis zu einem rechten oder sogar stumpfen Winkel divergieren können (Fig. 5, 18 Mantelnerven). Diese beiden Zweige sind bald sehr kurz, bald von ziemlicher Länge. In letzterem Falle verläuft dann häufig ein solcher Zweig mit dem Mantelrandnerven eine Strecke parallel, ehe er sich mit letzterem vereinigt.

An der Vorderseite des Tieres kann man den Mantelrandnerv bis zur Eintrittsstelle des zweiten vorderen Mantelnerven (Nervus pallialis anterior II) in den Mantel verfolgen (Fig. 5 *npaII*). Oralwärts von jener Region geht seine Spur verloren.

### 2. Der Mantelrandplexus.

#### Plexus circumpallialis.

Den Mantelrandplexus (Plexus circumpallialis) gliedert Duvernoy in drei Regionen: In den Abschnitt, welcher die Siphone innerviert und sich oralwärts bis zum Auftreten des Mantelrandnerven in dem Mantelrand sich erstreckt, in den Abschnitt, der von hier ab oralwärts bis zum Verschwinden des Mantelrandnerven im oralen Teil des Randes sich ausdehnt, und in jenes Gebiet, welches oralwärts vom zweiten Abschnitt liegt. Zu jenen drei Bezirken möchte ich noch einen vierten Abschnitt hinzufügen, nämlich den dorsalen Teil des Mantelrandes, oralwärts vom Analsipho.

#### Die Nerven des hinteren dorsalen Teils des Mantelrandes (Fig. 5, 13 *mpd*).

Die Nebenäste des hinteren großen Mantelrandnerven (Nervus pallialis posterior maior), welche an der Innenseite entspringen und in den oralwärts vom Analsipho gelegenen Teil des Mantelrandes (Fig. 5, 13 *mpd*) eintreten, beginnen in letzterem sofort sich lebhaft zu verzweigen, wobei die ziemlich kräftigen Äste zueinander Verbindungsfäden senden und so einen Plexus bilden. An den Ver-

zweigungspunkten jener Nerven befinden sich fast durchweg kleine gangliöse Anschwellungen von gelblichem bis orangefarbenen Aussehen, die hier dorsoventral abgeplattet sind und soviel Ecken gewöhnlich aufweisen, wie in jedem Falle dort Nerven sich vereinigen (Fig. 5, 13 *g*). Endigen Nerven frei im Mantel, so sind deren Spitzen der Seite zugekehrt, welche mit dem Mantelrand der andern Seite verwachsen ist. Wenn Fäden die Anwachsungsfläche der beiden Mantelränder überschreiten und so in den Plexus der andern Seite übertreten

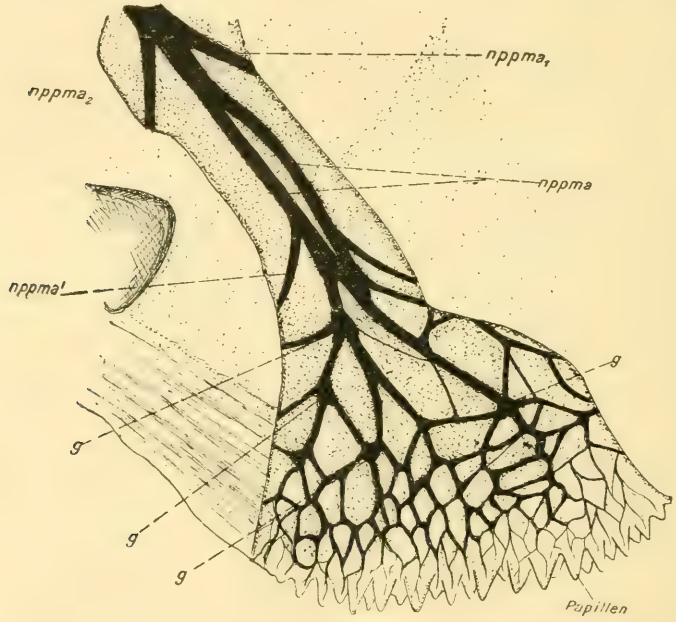



Fig. 17.
Nervenplexus des Bronchialsipho. (Erklärung der Buchstaben auf Seite 469.)

sollten, so sind sie in diesem Falle so zart und fein, daß sie kaum mehr mit einem Binocular gesehen werden können. Während in der an den Analsipho angrenzenden Region, die Abschnitte der Nerven, welche eine »Masche« im Plexus bilden, meist ungefähr gleich lang sind, macht sich, je mehr man auf der Dorsalseite oralwärts fortschreitet, die Eigentümlichkeit geltend, daß der Plexus in der Längsrichtung des Mantelrandes gestreckt erscheint (Fig. 5, 13 *mpd*). Ferner weist jenes Geflecht, je weiter es oralwärts sich befindet, immer schwächere Nerven auf, bis es durch das Eintreten des oralwärts gerichteten mittleren hinteren Mantelnerven (Nervus pallialis posterior medius) (Fig. 13

*nppm*) in den Mantelrand durch dessen Verästelungen wieder eine Verstärkung erfährt. Jedoch nehmen auch diese Zweige ziemlich

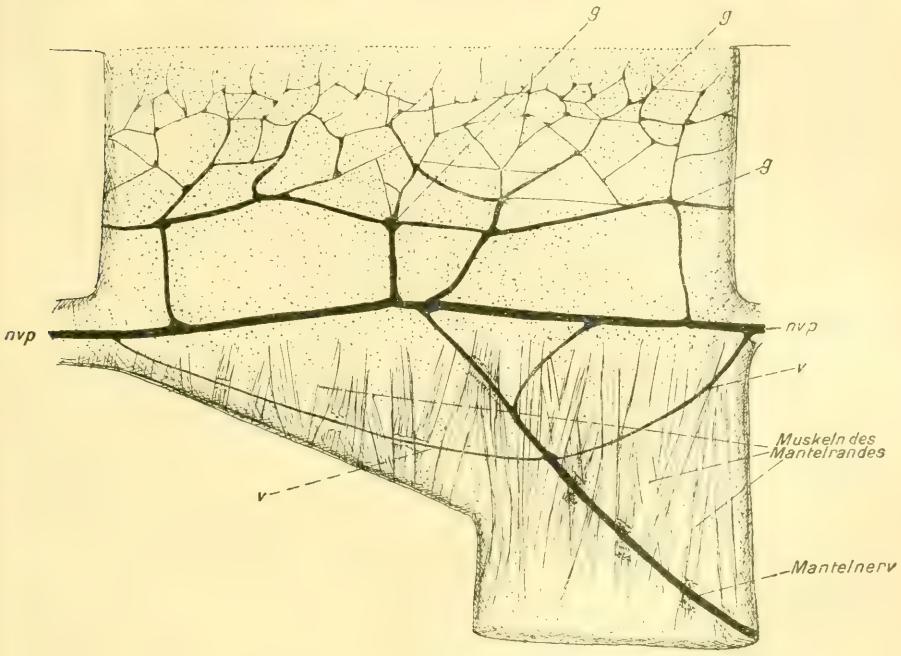



Fig. 18.

Nervenplexus des ventralen Mantelrandes mit Mantelrandnerv. (Erklärung der Buchstaben auf Seite 469.)

rasch an Stärke ab, so daß am Mantelschlitz und oralwärts von jenem der Plexus nur aus äußerst feinen, größtenteils zur Längsrichtung des Mantelrandes parallel laufenden Fäden besteht, die, solange der Darm sich dicht ventralwärts vom Mantelrand befindet, teilweise auf dessen Dorsalseite verlaufen. Oralwärts von der Ansatzstelle des hinteren Retractors an die Schale vereinigt sich der kleinere hintere Mantelnerv (Fig. 5, 12 *nppmi*) mit jenem Geflecht. Seine Verästelungen sind aber so zart, daß sie dem Plexus keine Verstärkung mehr bringen können. Das Visceralganglion, der mittlere Mantelnerv (Nervus pallialis posterior medius), der dorsale Teil des Mantelrandplexus und der kleinere hintere Mantelnerv (Nervus pallialis posterior minor) bilden nun einen, den hinteren Adductor umspannenden Nervenring, der der kleine Mantelkreis heißen möge, im Gegensatz zu dem andern größeren, früher erwähnten Mantelkreis (S. 390). Berücksichtigt man diesen kleineren Mantelkreis mit, so kann man bei *Anodonta* nicht nur von

einem zweikreisigen Typ, wie ihn Duvernoy genannt hat, sondern von einem vierkreisigen Typ sprechen. Wenn auch bei *Anodonta* von einem kleinen Mantelkreis bis jetzt meines Wissens noch nie die Rede war, so hat doch List bei Mytiliden einen homologen Nervenring entdeckt, und es ist wohl nicht unwahrscheinlich, daß noch eine ganze Reihe andrer Formen, die bis jetzt zum zweikreisigen Typ zählen, in Wirklichkeit im Mantel vier Nervenringe haben.

Oralwärts von der Vereinigungsstelle des kleineren hinteren Mantelnerven mit jenem Plexus beginnt dieser sich zu teilen. Der größte Teil folgt dem allerdings immer mehr verschwindenden Mantelrand, bis er, dorsal vom Herzen, sich allmählich im Gewebe verliert. Nur einige ganz feine Fäden, die übrigens in ihrer Anzahl und ihrem Verhalten variabel sind, können den Darm entlang bis ans Herz verfolgt werden. Sie mögen Nervi cardiales heißen (Fig. 5 *n.card*). Ein andrer ziemlich schwacher Nerv löst sich ebenfalls an der Stelle vom Plexus los, an der Darm und Mantelrand sich trennen, läuft oralwärts in die Wandung des Pericards, welche der Schale anliegt, und endigt in der Keberschen Drüse. Genauer auf seinen Ursprung und seinen Verlauf einzugehen, erübrigt sich, da er hierin inkonstant ist. Er kann mit Nervus pericardiacus bezeichnet werden (Fig. 5 *n.peric*). Diese feinen Fäden zum Herzen und Pericard sind bei *Anodonta* von Chatin zum ersten Mal angegeben. Nur sind diese Nerven nach ihm direkte Verästelungen jenes mittleren Mantelnerven, während nach meinen Beobachtungen jener Nerv sich erst in den Teil des Plexus, der vorhin beschrieben ist, umwandelt und erst von diesem Geflecht aus jene Zweige sich absondern.

### Die Innervation des Analsipho (Fig. 5, 13 *msrt*) und des Branchialsipho (Fig. 5, 13 *msbr*, 17).

Aboralwärts vom dorsalen Teil des Mantelrandes, in dem Bezirk des Analsipho, verästelt sich ein großer Teil der Seitenzweige vom hinteren großen Mantelnerven (Nervus pallialis posterior maior) und bildet einen reichverzweigten, aus kräftigen Nerven bestehenden Plexus, der, wie der ganze Mantelrandplexus überhaupt, an den Verzweigungsstellen die charakteristischen, vorher bei den dorsalen Mantelpartien beschriebenen, kleinen Ganglien (Fig. 5 ,13 *g*) aufweist. Er strahlt hauptsächlich nach zwei Richtungen hin aus (Fig. 13 *msrt*).

Nach der Verwachsungsstelle der rechten und linken Mantelränder aboralwärts und dorsalwärts vom hinteren Adductor zu werden die Nerven, je mehr sie sich dieser Region nähern, immer zarter und

spärlicher, bis der größte Teil von ihnen dort aufhört. Etwaige Nerven, welche die beiden Mantelränder miteinander verbinden, sind dann äußerst zart. Die andre Region ist der aboralwärts gelegene Saum des Sipho. Die dorthin ausstrahlenden, zahlreichen Nerven, die fast bis zuletzt Anastomosen bilden, kann man bis zur Grenze des Saumes hin verfolgen (Fig. 5, 13 *msrt*). Der ganze Plexus des Analsipho, der dorsal- und oralwärts an die dorsale Mantelrandregion grenzt, ventralwärts in den Plexus des Branchialsipho übergeht, ist ziemlich locker in das ihn umgebende Gewebe eingebettet und läßt sich nicht schwer präparieren.

Einen ähnlichen Charakter zeigt der Plexus des Branchialsipho, welcher aus den übrigen Verästelungen des großen hinteren Mantelnerven hervorgeht und, da er sich an der breitesten Stelle des Mantelrandes befindet, bei einem ausgewachsenen Tier von Durchschnittsgröße eine Fläche von über 1 qcm bedeckt (Fig. 5, 13 *msbr*, 17). Nur ist das Geflecht noch dichter, und die einzelnen Nerven besitzen eine noch größere Stärke. Diese Körperregion ist insofern beachtenswert, als sie die meisten und stärksten Nerven im Verhältnis zu ihrer Ausdehnung aufweist. Ebenso sind hier die Ganglien an den Verzweigungsstellen verhältnismäßig groß (Fig. 17 *g*). Je mehr die Verästelungen sich den Papillen des Branchialsipho nähern, desto dichter wird das Geflecht, während die Nerven immer noch verhältnismäßig stark bleiben. Sogar die Enden, welche in die Papillen eintreten, und ihre Nebenäste, die sie dort abgeben, sind noch gut makroskopisch zu beobachten (Fig. 17). Nach der Ventralseite zu, wo die Papillen allmählich zurücktreten und der Mantelrandnerv sich heraus zu differenzieren anfängt, wird das Geflecht nach und nach lockerer, und die einzelnen Nerven werden zarter. Es beginnt der Teil des Nervenplexus, der von jenen Mantelrandnerven ausgeht.

### Die Innervation des ventralen Mantelrandes (Fig. 5 *niv*).

Diese Partie, welche von den vier Abschnitten des Mantelrandplexus die ausgedehnteste ist — sie nimmt ungefähr vier Fünftel der Länge des Tieres ein — ist dadurch charakteristisch, daß der Mantelrandnerv (Nervus circumpallialis) gewissermaßen die Basis bildet, von welcher aus sich der Plexus hauptsächlich nach dem äußeren, freien Saum des Mantelrandes erstreckt. Die Äste, welche von jenen Nerven aus sich in den Mantelrand hinein begeben, folgen vielfach in verhältnismäßig großem Abstand aufeinander und sind in der Regel etwas schwächer als jener Hauptnerv. Auch die ersten Queräste,

die an ihren Ausgangsstellen die kleinen Ganglien aufweisen, sind häufig verhältnismäßig lang und fast von derselben Stärke, wie jene Nebenäste (Fig. 5 *mv*, 18). Die »Maschen«, die sich an den Mantel-

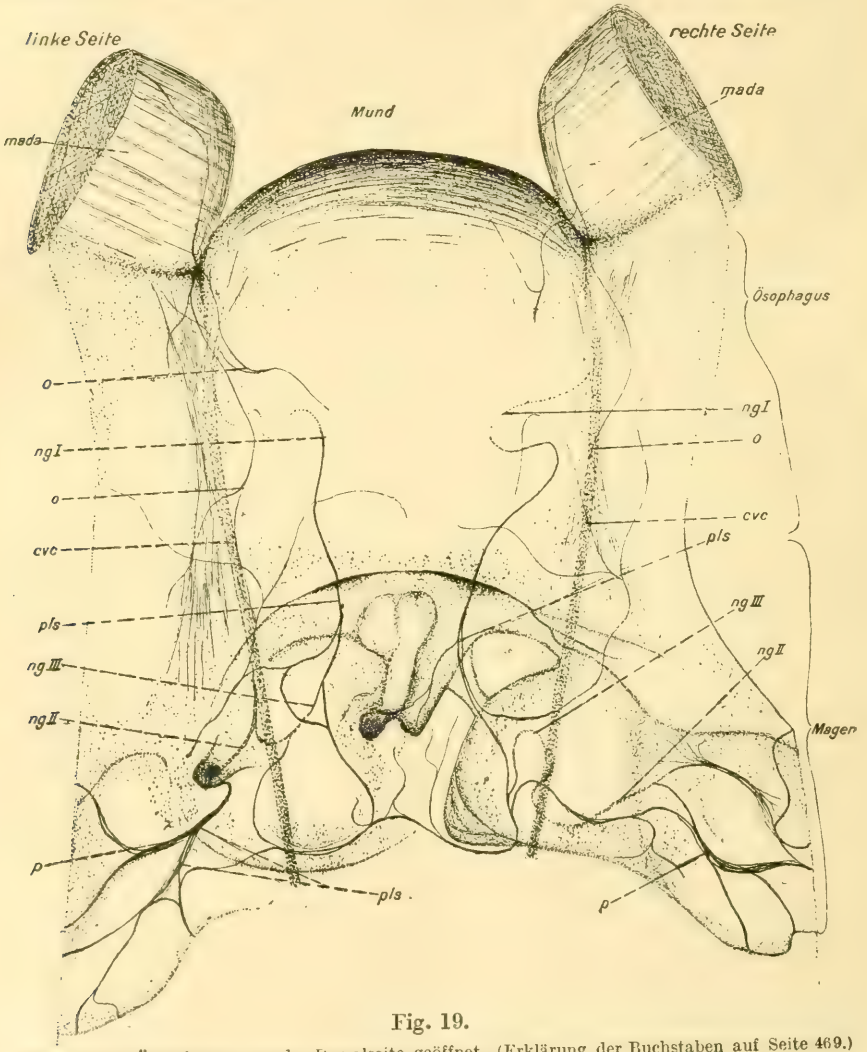



Fig. 19.

Magen und Ösophagus von der Dorsalseite geöffnet. (Erklärung der Buchstaben auf Seite 469.)

randnerven anschließen, sind also ziemlich groß und reichen bis in die Mitte des Mantelrandes hinein. Darauf aber nehmen die Nerven ziemlich plötzlich an Stärke ab (Fig. 18). Das Geflecht wird dichter, zugleich aber zarter. Die letzten Ausläufer können nicht mehr makroskopisch verfolgt werden.

Auch nach der Seite hin, welche der Mantelfläche zugekehrt ist, entspringen dem Randnerven Seitenzweige. Sie sind immer schwächer als der Hauptnerv und laufen zu jenem mehr oder weniger parallel. Treffen sie auf einen Zweig, der, von der Mantelfläche kommend, mit dem Randnerven sich vereinigt, so endigen sie in jenem (Fig. 5 *pm*) oder setzen ihren Weg, nach Bildung eines kleinen Ganglions an der Vereinigungsstelle, auf der andern Seite fort, um schließlich wieder in den Randnerven zu münden (Fig. 18 *v*). Kommt der Mantelrandplexus in die Region, wo die vorderen Mantelnerven eindringen, dann verschwindet allmählich der Mantelrandnerv. Oralwärts vom zweiten vorderen Mantelnerven (Nervus pallialis anterior II) beginnt der vordere Abschnitt des Mantelrandplexus.

### Die Nerven des vorderen Abschnittes des Mantelrandes (Fig. 3, 5 *ma*).

Aus den Verästelungen des ersten und zweiten vorderen Mantelnerven (Nervus pallialis anterior I, II) gebildet, weist jener Abschnitt an der Innenseite in seiner ventralen Region ziemlich kräftige Nerven auf, die ein mäßig lockeres Geflecht bilden. Nach der Außenseite, d. h. der Seite, welche der Mantelfläche abgewandt ist, zu wird das Geflecht etwas dichter, die Nerven zugleich aber feiner. Wie beim dorsalen Teil des hinteren Mantelrandplexus verlaufen im allgemeinen die längeren Abschnitte einer solchen »Nervenmasche« parallel zur Längsrichtung des Mantelrandes; auch sind die Nerven, welche in den Rand von der Mantelfläche aus oder durch den vorderen Adductor eintreten, ebenfalls parallel zur Längsachse des Mantelrandes gerichtet und zwar verlaufen sie — besonders die Äste des ersten vorderen Mantelnerven (Nervus pallialis anterior I) — dorsalwärts (Fig. 3, 5 *ma*). Wenn auch jedesmal nach Eintritt eines Mantelnervenzweiges die Nerven des Plexus wieder etwas kräftiger werden, so nimmt doch die Stärke und Anzahl der Nerven, je mehr man dorsalwärts fortschreitet, im ganzen ab. Die Breite des Geflechts wird geringer, bis schließlich oralwärts vom Levator die letzten zarten Nervenfäden verschwinden.

## Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Der vorliegenden Arbeit war, wie schon eingangs erwähnt wurde, ursprünglich nur die Aufgabe gestellt, eine möglichst genaue und umfassende Beschreibung des morphologischen Verhältnisse des Nervensystems von *Anodonta* zu geben. Dabei ergab sich jedoch eine Reihe neuer auffallender, und, meines Erachtens, prinzipiell nicht unwichtiger

Resultate, die am Schluß der Abhandlung noch einmal kurz zusammengefaßt und hervorgehoben werden sollen:

1) Die Zahl der schon bekannten und der zum ersten Male von mir beschriebenen konstanten Nerven erscheint zunächst als eine recht beträchtliche; im Verhältnis jedoch zu der großen Menge der überhaupt vorhandenen Nerven und ihrer Verzweigungen ist die Anzahl der konstanten Nerven keine allzugroße.

2) Die darin zum Ausdruck kommende Variabilität des Nervensystems wird noch dadurch gesteigert, daß auch die konstant auftretenden Nerven in ihrem Aussehen und Verlauf häufig so große Unterschiede bei den verschiedenen Individuen zeigen, daß es einiger Übung bedarf, um sie bei jedem Tier aufzufinden und richtig zu erkennen.

Wie sehr auch die äußere Form der Ganglien — wenigstens in Einzelheiten — variieren kann, lehrt schon ein Vergleich beispielsweise der in den verschiedenen Abbildungen dargestellten Cerebralganglien miteinander.

3) Beachtenswert ist ferner die Art, wie die einzelnen Ganglien miteinander durch Nerven verbunden werden:

In direktem Zusammenhang durch Commissuren stehen die Cerebralganglien miteinander. Außerdem sind sie mit dem Visceralganglion und den Pedalganglien durch Commissuren verbunden. Eine Viscero-pedalcommissur fehlt nach Jhering den Lamellibranchiaten. Daß es sonstwie Verbindungsstränge zwischen Ganglien gäbe — außer etwa dem Mantelrandnerv (Nervus circumpallialis) — habe ich nirgends betont gefunden.

Nun stellt aber nach meinen Beobachtungen der Nervus pedalis posterior eine Verbindung zwischen Visceral- und Pedalganglion dadurch her, daß er, vom Visceralganglion ausgehend, in den Nervus pedalis IV eintritt (S. 440). Dadurch tritt zu dem unpaaren großen und kleinen Nervenring (S. 393) noch auf jeder Seite des Tieres einer hinzu, der aus Pedalganglion, Nervus pedalis IV, Nervus pedalis posterior, Visceralganglion, Cerebrovisceralcommissur, Cerebralganglion und Cerebropedalcommissur besteht. Außerdem ist noch ein unpaarer Ring vorhanden, welcher sich aus Visceralganglion, den beiden Nervi pedales posteriores, den beiden Nervi pedales IV und den Pedalganglien zusammensetzt (S. 441).

Ferner sind, was ich nie erwähnt gefunden habe, das Cerebralganglion mit dem Visceralganglion außer durch die Cerebrovisceralcommissur auch dadurch miteinander verbunden, daß die Verästelungen der vorderen Mantelnerven sich mit den Verzweigungen der hinteren

Mantelnerven vereinigen, mithin ein großer, über die ganze Mantelfläche sich erstreckender Nervenplexus zustande kommt (S. 432).

4) Nach Duvernoy zählt *Anodonta* zu dem zweikreisigen Typ (S. 390), weil bis jetzt nur der große Mantelkreis auf jeder Seite des Tieres bekannt war. Nach meinen Feststellungen existiert am aboralen Ende des Tieres auf beiden Seiten noch ein kleiner Mantelkreis, bestehend aus Visceralganglion, Nervus pallialis posterior medius, dem dorsalen Teil des Mantelrandplexus und dem Nervus pallialis posterior minor (Seite 459). Mithin stellt *Anodonta* eigentlich einen vierkreisigen Typ dar.

5) Die Innervierung der Hauptmuskelzüge geschieht folgendermaßen:

a. Die Muskeln im oralen Teil des Tieres außer der Fußmuskulatur werden zum größten Teil von den Cerebralganglien und in beschränktem Maße von den Cerebrovisceralcommissuren versorgt.

b. Außer den Statocystennerven dringen sämtliche im Fuße verlaufenden, vom Pedalganglion ausgehende Nerven samt deren Nebenäste, sowie die Abzweigungen der Cerebropedalcommissur ausschließlich in die Fußmuskulatur ein.

c. Von der aboralen Muskulatur erhält der hintere Adductor Nerven vom Visceralganglion, und die beiden Retractoren werden von Seitennerven der Cerebrovisceralcommissuren und der Nervi pedales posteriores innerviert.

6) Die Versorgung von Organen des Tieres erfolgt in dieser Weise:

a. Der Darm wird nur in den Regionen des Mundes, Oesophagus und Magens reichlich durch einen Nervenplexus innerviert, der Nerven vom Cerebralganglion sowie von der Cerebrovisceralcommissur empfängt. Von letzterer erhält auch die Mitteldarmdrüse einige feine Nerven. Außer am After, der ein feines Nervenpaar (Nervus rectalis) vom Visceralganglion erhält, lassen sich in den übrigen Regionen des Darmtractus keine konstanten Nerven makroskopisch nachweisen.

b. Die Keimdrüsen werden außer von einigen feinen, der Cerebrovisceralcommissur entspringenden Nerven nur noch am Porus genitalis von den Hautnerven des inneren Kiemenganges (Nervus ductus branchialis interni I, II), die vom Visceralganglion ausgehen, innerviert.

c. Das Kebersche Organ wird von Ausläufern des Pericardialnerven (Nervus pericardiacus) durchzogen, der sich vom dorsalen Mantelrandplexus loslöst.

d. Von dort erhält auch das Herz einige sehr feine, von Chatin schon beschriebene Nerven.

e. Ziemlich reichlich wird das Bojanussche Organ versorgt. Wie zum großen Teil schon Rankin festgestellt hat, endigen in den Wandungen des Nierensackes Seitenzweige des Nervus pedalis posterior und der Cerebrovisceralcommissur. Der Sinus venosus empfängt ebenfalls von den Commissuren Nerven, welche auch auf jeder Seite Nierenspritze und Ureter mit Nerven versorgt. Außerdem erhalten jene Öffnungen Ausläufer von den Nerven des inneren Kiemenganges (Nervus ductus branchialis interni maior minor), welche dazu noch den Boden des Bojanusschen Organs innervieren.

f. Die Innervierung der Kiemen, welche vom Visceralganglion aus stattfindet, ist eine reichliche und vor allem eine noch viel gesetzmäßigere, als bis jetzt angenommen wurde.

---

Zum Schluß drängt es mich, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh.-Rat Prof. Dr. Korschelt, für seinen Beistand mit Rat und Tat herzlich zu danken.

Ebenso bin ich Herrn Prof. Dr. C. Tönniges und Herrn Dr. W. Harms zu großem Dank verpflichtet.

Marburg, im Juli 1912.

---

## Verzeichnis der Ganglien und Nerven.

I. Die aus dem Ganglion austretenden Nerven.
- A. Das Cerebralganglion.
  - 1) Mantelnerven:
    - Nervus pallialis anterior I.
    - Nervus pallialis anterior II.
    - Nervus pallialis anterior III.
    - Nervus pallialis anterior minor I.
    - Nervus pallialis anterior minor II.
  - 2) Muskelnerven:
    - Nervi adductoris anterioris.
    - Nervi retractoris et levatoris.
    - Nervi protractoris.
  - 3) Nerven der Mundsegel und Lippen:
    - Nervus appendicis buccalis.
    - Nervus labialis.
    - Plexus appendicis buccalis et labialis.
  - 4) Commissuren:
    - Cerebralcommissur.
    - Cerebrovisceralcommissur.
    - Cerebropedalcommissur.

B. Das Pedalganglion.
Fußnerven:
Nervus pedalis I.
Nervus pedalis II.
Nervus pedalis III.
Nervus pedalis IV.
Nervus superficialis pedis minor I.
Nervus superficialis pedis minor II.

C. Das Visceralganglion.
1) Mantelnerven:
Nervus pallialis posterior minor.
Nervus pallialis posterior maior.
Nervus pallialis posterior medius.
Nervus pallialis lateralis.
2) Hautnerven:
Nervus rectalis.
Nervus superficialis.
3) Muskelnerven:
Nervus adductoris posterioris I.
Nervus adductoris posterioris II.
Nervus adductoris posterioris III.
4) Nervus pedalis posterior.
5) Hautnerven des inneren Kiemenganges:
Nervus ductus branchialis interni maior.
Nervus ductus branchialis interni minor.
6) Kiemennerven:
Nervus branchialis, mit
a. Rami branchiae internae,
b. Rami branchiae externae.
Nervus branchialis minor.

D. Nebennerven der Cerebropedalcommissur.
1) Nervus statocysticus.
2) Fußnerven:
Nervus superficialis pedis maior;
Nervus superficialis pedis minor III.

E. Nebennerven der Cerebrovisceralcommissur.
1) Nervi protractoris, Muskelnerv.
2) Nerven zum Magen:
Nervus gastricus I.
Nervus gastricus II.
Nervus gastricus III.mit
Plexus solaris, Magengeflecht.
4) Nervi genitales, Keimdrüsennerven.
5) Nervus sinus venosi, Nerv zum Sinus venosus.
6) Nervus uretris , Nerv zum Ureter.

F. Nebennerven des Nervus pedalis posterior.
1) Nervus retractoris posterioris, Nerv zum hinteren Retractor.
2) Fußnerven:

Nervus superficialis pedis minor IV.
Nervus superficialis pedis minor V.
Nervus superficialis pedis minor VI.

II. Nerven des Mantelrandes.

Nervus circumpallialis, Mantelrandnerv.
Plexus circumpallialis, Mantelrandplexus.
Nervi cardiales, Nerven zum Herz;
Nervus pericardiacus, Nerv zum Pericard.
Nervus ductus branchialis externi, Nerv zum äußeren Kiemengang.

## Literaturübersicht.

J. F. Babor, Über das Centralnervensystem von Dreissensia polymorpha. Böhm. Ges. Wiss. Math. Nat. Classe 48. Bd. VII. 1895.

G. L. Duvernoy, Mémoire sur le système nerveuse des Mollusques acéphales. Mémoires de l'Académie des Sciences de Paris. Tom. XXIV. 1853.

T. Freidenfelt, Das centrale Nervensystem von Anodonta. Vorläufige Mitteilung im Biol. Centralblatt. Bd. XVII. 1897.

F. Gutheil, Über den Darmkanal und Mitteldarmdrüse von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XCIX. Hft. 3. 1912.

Joh. Chatin, Nerfs qui naissent du ganglion postérieur chez Anodontes. C. R. Soc. Biol. Paris 1886. Tom. III.

H. v. Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie d. Mollusken. Leipzig 1877.

F. Keber, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Weichtiere. Königsberg 1851.

O. Latter, The Nervous System of Anodonta. Nature. Vol. LXVIII. 1903.

Lang-Hescheler, Vergleichende Anatomie der wirbellosen Tiere. III. Mollusken. 1900.

C. Langer, Über das Gefäßsystem der Teichmuschel. Denkschr. Akad. Wien. Math. nat. Cl. 1855 und 1856. Bd. VIII und XII.

Guis. Mangili, Über das Nervensystem einiger zweischaliger Muscheln. Reil und Authenrieths Arch. f. Physiol. Bd. IX. 1809.

A. Moquin-Tandon, Note sur une nouvelle paire de ganglions chez les Mollusques acéphales. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. Tom. XXXIX. 1854.

Th. List, Die Mytiliden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. 27. Monographie. 1902.

Joh. Pawlow, Wie die Muschel ihre Schale öffnet. Versuche und Fragen zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie. Arch. Phys. Pflüger. Bd. XXXVII. 1885.

B. Rawitz, Der Mantelrand der Acephalen. 2. Teil. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXIV. 1890.

W. Rankin, Über das Bojanussche Organ der Teichmuschel (Anodonta cygnea Lmk.). Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXIV. 1890.

C. Th. v. Siebold, Gehörorgane der Mollusken. Arch. f. Naturgesch. 1841. (7. Jahrg.).

Simroth, H. Über die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichtiere. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXII. 1876.

J. W. Spengel, Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV. 1881.

P. Splittstösser, Abnormitäten der Organisaton von Anodonta cellensis. Zoolog. Anz. Bd. XL. 1912.

E. Yung, De l'innervation du cœur et de l'action des poisons chez les Mollusques lamellibranches. Compt. rend. Tom. XCIII. Nr. 15. 1881.

## Erklärung der Buchstaben.

*a*, abgeplattete und verbreiterte Stelle der Cerebrovisceralcommissur;
*aop*, hintere Aorta;
*ap*, Arteria pedalis;
*au*, Außenast von Nervus pallialis posterior minor;
*aur*, Ansatz der Vorkammer;
*br*, Kieme;
*c*, Nebennerv des Astes ($nppma_1$) vom Nervus pallialis posterior maior;
*cg*, Cerebralganglion;
*cpc*, Cerebropedalcommissur;
*cc*, Cerebralcommissur;
*cvc*, Cerebrovisceralcommissur;
*d*, Nebennerv des Astes ($nppma_1$) vom Nervus pallialis posterior maior;
*da*, Darm;
*f*, Eintrittsstelle des Astes ($nppma_1$) vom Nervus pallialis posterior maior in den Mantelrand;
*fu*, Fuß;
*g*, Mantelrandganglien;
$g_1$, Anschwellungen des Nervus ductus branchialis interni maior;
*h*, Eintrittsstelle eines Nebennerven vom Aste ($nppma_1$) des Nervus pallialis posterior maior;
*i*, Vereinigungsstelle von Ästen des Nervus pedalis *III*;
*in*, Innenast des Nervus pallialis posterior minor;
*mada*, vorderer Adductor;
*madp*, hinterer Adductor;
*mh*, Haut über dem hinteren Adductor;
*mlev*, Levator;
*mpd*, dorsaler Mantelrandplexus;
*mpa*, vorderer Mantelrandplexus;
*mo*, ventraler Mantelrandplexus;
*mpro*, Protractor;
*mretra*, Retractor;
*msbr*, Branchialsiphoplexus;
*msrt*, Analsiphoplexus;
*mu*, Mund;
*nada*, Nervi adductoris anterioris;
*nadpI, II, III*, Nervus adductoris posterioris I, II, III;
*nab*, Nervus appendicis buccalis;
*nab'*, Nerven des Plexus appendicis buccalis;
*nab''*, Nerven des Plexus appendicis buccalis in den Lamellen der Mundsegel;
*ndbre*, Nervus ductus branchialis externi-
*ndbriI*, Nervus ductus branchialis interni maior;
*ndbriII*, Nervus ductus branchialis interni minor;
*nbr*, Nervus branchialis;
*nbrm*, Nervus branchialis minor (Zweig von Nervus branchialis minor et superficialis);
*nc*, Verbindungsnerven zwischen den Cerebrovisceralcommissuren;
*ncard*, Nervus cardialis;
*ncp*, Nervus circumpallialis;
*nf*, Hautnerven;

*ngen*, Nervi genitales;
*ngI, II, III*, Nervus gastricus I, II, III.
*n*, Nebenäste des Nervus ductus branchialis interni maior et minor;
*nlab*, Nervus labialis;
*nlev*, Nervi levatoris;
*nlev'*, bestimmte Nervi levatoris (siehe Text S. 000);
*npI, II, III, IV*, Nervus pedalis I, II, III, IV;
$np_1$, $np_2$, Nebenäste von Nervus pedalis I;
$np_3$, Nebenast von Nervus pedalis II;
$np_4$, $np_5$, $np_6$, Nebenäste von Nervus pedalis IV;
*np*, Pedalnerv (Fig. 6);
*npaI, II, III*, Nervus pallialis anterior I, II, III;
*npaIII'*, Seitenzweig von Nervus pallialis anterior III;
*npamI, II*, Nervus pallialis anterior minor I, II;
*npamI'*, Seitenzweig von Nervus pallialis anterior minor I.;
*npam'*, inkonstanter vorderer Mantelnerv;
*nperic*, Nervus pericardiacus;
*npl*, Nervus pallialis lateralis;
*npp*, Nervus pedalis posterior;
*nppm*, Nervus pallialis posterior medius;
*nppma*, Nervus pallialis posterior maior;
$nppma_1$, $_2$, Nebenäste des Nervus pallialis posterior maior;
*nppmi*, Nervus pedalis posterior minor;
*npr*, Retractornerv zwischen Protractor und Retractor;
*npro*, Nervi protractoris;
*nr*, Nervus rectalis;
*nret'*, besonderer Retractornerv;
*nret''*, Retractornerv aus d. Cerebralganglion;
*nretra*, Nervi retractoris anterioris;
*nrp*, Nervus retractoris posterioris;
*nspmI, II, III, IV, V, VI*, Nervus superficialis pedis minor I, II, III, IV, V, VI;
*nspma*, Nervus superficialis pedis maior;
$nspma_1$, $_2$, Nebenäste des Nervus superficialis pedis maior;
*nst*, Nervus statocysticus;
*ns*, Nervus superficialis, Zweig von Nervus branchialis minor et superficialis;
*ns'*, Zweig von Nervus superficialis;
*nsv*, Nervus sinus venosi;
*nu*, Nervus uretris;
*o*, Nerven im Oesophagus;
*pall*, Mantel;
*pla*, Plexus zwischen Nervus pallialis anteriur minor I und Nervus pallialis anterior minor II;
*plab*, Plexus appendicis buccalis;
*pl*, Plexus zwischen den Verzweigungen von Nervus pallialis posterior minor;
*pllab*, Plexus labialis;
*pls*, Plexus solaris;
*p*, Anschwellungen im Plexus solaris;
*pm*, Nerven im Mantelrandplexus;
*pg*, Pedalganglion;
*rbre*, Rami branchiae externae;
*rbre'*, aboral vom Nervus branchialis entspringende Rami branchiae externae;
*rbri*, Rami branchiae internae;
*ri*, *re* } Nebenäste vom Nervus pallialis lateralis;
*rct*, After;
*st*, Statocyste;
*vel*, Mundsegel;
*vg*, Visceralganglion;
*w*, Nebenäste vom Zweig $nppma_1$ des Nervus pallialis posterior maior.

# Die chromatischen Organe in der Haut von Trachinus vipera Cuv.

## Ein Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen[1].

Von

Professor Dr. med. et phil. **E. Ballowitz,**
Direktor des anatomischen Instituts der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster i. W.

Mit 7 Figuren im Text und Tafel XIV—XVIII.

### Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Einleitung . . . . . 472
II. Chromatophoren und Chromatophorenkombinationen der oberflächlichen Hautschichten . . . . . 481
1. Melanophoren . . . . . 481
2. Iridocyten und Iridosomen . . . . . 482
3. Melaniridosomen oder chromatische Organe . . . . . 485
A. Melaniridosomen im Flächenbilde . . . . . 488
$A_1$. Melaniridosomen im Flächenbilde bei Untersuchung mit durchfallendem Licht . . . . . 488
$A_2$. Melaniridosomen im Flächenbilde bei Untersuchung mit auffallendem Licht . . . . . 493
$A_3$. Melaniridosomen im Flächenbilde nach Auflösung der Guaninkrystalle . . . . . 496
B. Melaniridosomen im Schnittbilde . . . . . 498
4. Übergangsformen und abweichende Formen der Melaniridosomen . 510
III. Chromatophoren und Chromatophorenkombinationen der tiefen Hautschicht, Stratum argenteum . . . . . 513
IV. Literaturbesprechung . . . . . 514
Erklärung der Abbildungen . . . . . 517

[1] Vgl. meine mit 15 mikrophotographischen Abbildungen versehene vorläufige Mitteilung »Über chromatische Organe in der Haut von Knochenfischen«. Anatomischer Anzeiger, 42. Bd., Heft 7/8, 1912. Diese chromatischen Organe wurden von mir auf der 84. Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Münster i. W., gelegentlich eines am 16. September 1912 in der Abteilung für Anatomie, Histologie und Embryologie gehaltenen Vortrages »Zur Kenntnis der Pigmentzellen«, in zahlreichen mikroskopischen Präparaten demonstriert, siehe die Verhandlungen der 84. Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Münster i. W., 1912.

## I. Einleitung.

Wie von Siebold[1], Buchholz[2], Pouchet[3], Heincke[4], Cunningham[5] und viele andre Forscher festgestellt haben, wird die so mannigfache Färbung und der vom Nervensystem abhängige Farbenwechsel der Haut der Knochenfische durch in der Lederhaut befindliche, verschieden tingierte Farbstoffzellen verursacht, welche für gewöhnlich als »Chromatophoren« bezeichnet werden. Nach der Beschaffenheit und Färbung der Pigmenteinlagerungen unterscheidet man als am häufigsten und regelmäßigsten vorkommende Pigmentzellen schwarze oder schwarzbraune (Melanophoren oder Melanocyten), gelbe (Xanthophoren oder Xanthocyten), rote (Erythrophoren oder Erythrocyten) und schließlich die Guanin- oder Flitterzellen (Iridocyten Pouchets); die letzteren könnte man auch als Guanophoren bezeichnen. Während das fetthaltige gelbe und rote Pigment durch Reagentien, insbesondere auch Alkohol, leicht aufgelöst und zerstört wird[6], sind die Melaninkörnchen sehr widerstandsfähig, so daß die Melanophoren sich fast bei jeder Konservierungsmethode gut er-

---

[1] C. Th. E. von Siebold, Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig, W. Engelmann 1863.

[2] R. Buchholz, Über die Mikropyle von *Osmerus eperlanus*. Arch. für Anatomie, Physiologie u. wissenschaftl. Medizin. Jahrg. 1863.

[3] G. Pouchet, Sur les rapides changements de coloration provoqués expérimentalement chez les poissons. Compt. rend. d. Séances de l'Académie d. sc. à Paris. T. LXXII. 1871.

Derselbe, Sur les colorations bleues des poissons. Compt. rend. des Séances de l'Académie d. sc. à Paris T. LXXIV. 1872. — Journal de l'Anatomie et de la Physiologie norm. et path. de l'homme et des animaux. Année 8. 1872.

Derselbe, Des changements de coloration sous l'influence des Nerfs. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie norm. et path. de l'homme et des animaux. 1876. T. XII.

[4] Fr. Heincke, Bemerkungen über den Farbenwechsel einiger Fische. Schriften des naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein. Bd. I. Heft 3, Kiel 1876.

Derselbe, Die Gobiidae und Syngnathidae der Ostsee, nebst biologischen Bemerkungen. Arch. für Naturgesch. Jahrg. XLVI. 1880.

[5] J. T. Cunningham and C. H. Mac Munn, On the coloration of the skin of fishes, especially of Pleuronectidae. Philosophical Transactions of the R. Society of London. Vol. CLXXXIV b. 1893.

[6] Eine Ausnahme machen die von mir bei gewissen Knochenfischen aufgefundenen alkoholbeständigen roten und braunroten Pigmente. Vgl. meine Abhandlung »Über Erythrophoren besonderer Art bei Knochenfischen«, Archiv f. mikrosk. Anatomie 1913.

halten; die dunklen Chromatophoren wurden daher auch am häufigsten untersucht und am genauesten bekannt. Die Iridocyten sind angefüllt mit bei den einzelnen Arten verschieden großen und verschieden geformten, stark irisierenden, die Regenbogenfarben und den Silberglanz der Fischhaut hervorrufenden Guaninkrystallen; sie bilden in der tiefsten Schicht des Fischcoriums meist eine dünne, zusammenhängende, silberglänzende Lage, das sogenannte Stratum argenteum, finden sich aber auch isoliert in den oberflächlichen Schichten der Lederhaut.

Wie meiner Ansicht nach[1] unzweifelhaft feststeht, kommt der oft so auffällige Farbenwechsel der Knochenfische dadurch zustande, daß die Pigmentkörnchen sich innerhalb der meist sternförmig ausgebreiteten Pigmentzellen durch intracelluläre Strömung verschieben, während die Zellen selbst mit allen ihren Fortsätzen liegen bleiben. Strömen z. B. in den sternförmigen Melanophoren die dunklen Pigmentkörnchen centralwärts zu einer kleinen Scheibe oder zu einem Klümpchen zusammen, so erblaßt diese Hautstelle, und die Farben der übrigen Chromatophoren kommen mehr zur Geltung. Strömen dagegen die Melaninkörnchen in radiär angeordneten Kanälchen[2] in die Randteile der Zelle und in ihre Fortsätze hinein, so breitet sich das Pigment in einer größeren Fläche, entsprechend der Größe der sternförmigen Zelle, aus und macht diese Zelle jetzt in ihrer ganzen Ausdehnung sichtbar; infolgedessen verdunkelt sich die betreffende Hautstelle, und das ausgebreitete Pigment überdeckt, dämpft und modifiziert die übrigen Farben.

---

[1] E. Ballowitz, Über die Bewegungserscheinungen der Pigmentzellen Biologisches Zentralblatt. Bd. XIII. Nr. 19/20. 1893.

Vgl. auch die Arbeiten von B. Solger, K. W. Zimmermann und V. Franz. B. Solger, Zur Struktur der Pigmentzelle. Zoolog. Anzeiger. 1889. Jahrg. 12. Derselbe, Über pigmentierte Zellen und deren Centralmasse. Mitteilungen des naturw. Vereins von Neuvorpommern und Rügen. Jahrg. 22. 1890. — Derselbe, Nachtrag zum Artikel: Zur Struktur der Pigmentzelle. Zool. Anzeiger. Jahrg. 13. 1890. K. W. Zimmermann, Über die Kontraktion der Pigmentzellen der Knochenfische. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der 7. Versammlung in Göttingen 1893. V. Franz, Die Struktur der Pigmentzelle. Biologisches Centralblatt. Bd. XXVIII. 1908.

[2] Auf meine durch das Studium der lebenden Chromatophoren neuerdings gewonnenen Anschauungen von dem Bestehen einer Kanalisierung des Chromatophoren-Protoplasmas gehe ich hier nicht näher ein, indem ich auf meine demnächst erscheinende Abhandlung über den Kanälchenbau der Chromatophoren verweise.

Pouchet[1] hat zuerst experimentell nachgewiesen, daß dieser Farbenwechsel unter dem Einfluß des Nervensystems steht und reflektorisch durch die Retina des Auges vermittelt wird; die Färbung des Fisches ist abhängig von dem Kolorit der Umgebung, insbesondere des Untergrundes, auf welchem sich der Fisch befindet. Nachdem in neuerer Zeit[2] eine oft überaus reiche Innervation der Chromatophoren und zwar der Melanophoren, durch eigne Chromatophorennerven festgestellt ist, sind die Erscheinungen des Farbenwechsels bei Knochenfischen von physiologischen und anatomischen Gesichtspunkten aus mehrfach studiert worden. Mit Bezug hierauf verweise ich auf die ausführliche Literaturzusammenstellung von G. van Rynbeck »Über den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sog. chromatische Hautfunktion)«[3].

Alle Autoren, soweit sie sich überhaupt eingehender mit der Histologie der Fischhaut beschäftigt haben, sind nun darin einig, daß die Chromatophoren der Knochenfische einfache, mit einem oder zwei Kernen ausgestattete Zellen darstellen, und daß diese Farbstoffzellen als selbständige Gebilde voneinander isoliert, wenn auch oft in nächster Nachbarschaft mit andern, in der Lederhaut der Knochenfische liegen; nur hinsichtlich der Guaninanhäufungen wird von einigen Autoren die Zellennatur in Zweifel gezogen.

Im August 1910 wurde ich nun während eines Studienaufenthaltes

---

[1] G. Pouchet, Du rôle des nerfs dans les changements de coloration des Poissons. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie norm. et path. de l'homme et des animaux. Année 8. 1872. — Derselbe, Note sur l'influence de l'ablation des yeux sur la coloration de certaines espèces animales. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie norm. et path. de l'homme et des animaux. Année 10. 1874. — Derselbe, L'influence des nerfs sur le changement de coloration des poissons. Mém. d. l'Acad. des Sc. Paris 1874. — Derselbe, Nouvelle note sur le changement unilatérale de couleur produit par l'ablation d'un oeil chez la truite. Compt. rend. des Séances de l'Acad. des Sc. Paris. T. XXVII. 1878.

[2] Vgl. E. Ballowitz, Die Innervation der Chromatophoren mit Demonstration von Zeichnungen und Präparaten. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der 7. Versammlung in Göttingen. 1893. — Derselbe, Die Nervenendigungen der Pigmentzellen. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. LVI. 1893. — C. J. Eberth, Die Nerven der Chromatophoren. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der 7. Versammlung in Göttingen. 1893. — C. J. Eberth und R. Bunge, Die Nerven der Chromatophoren bei Fischen. Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. XLVI. 1895.

[3] G. van Rynbeck, Über den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sog. Chromatische Hautfunktion). Ergebnisse der Physiologie herausgegeben von Ascher und Spiro. V. Jahrgang. 1906.

an der Helgoländer Biologischen Anstalt auf eigenartige Vereinigungen dunkler und farbiger Chromatophoren mit den guaninhaltigen Iridocyten in der Haut gewisser Knochenfische aufmerksam, als ich mich von neuem mit dem so reizvollen Phänomen des Farbenwechsels der Knochenfische beschäftigte, einem Phänomen, welches mich schon vor Jahren[1] gelegentlich des Studiums der Chromatophorennerven gefesselt hat. Die nähere Untersuchung ließ mich alsbald in diesen Vereinigungen förmliche, kompliziert zusammengesetzte, chromatische Hautorgane erkennen, in welchen ein Melanophor von einer großen Zahl von Iridocyten kapselartig umschlossen wird.

Die Durchsicht der Literatur ergab, daß von diesen vielzelligen chromatischen Organen bei den Knochenfischen noch nicht das Geringste bekannt war; nur Pouchet[2] und Heincke[3] geben an, bei bestimmten Knochenfischen gesehen zu haben, daß in der Mitte eines Iridocyten (Heincke) oder einer größeren Anhäufung von Guaninflitterchen (Pouchet) ein dunkler Chromatophor liegen kann; Pouchet läßt es zweifelhaft, ob diese Anhäufung von Guaninkörperchen als Zelle aufzufassen ist, und bringt die Zusammenlagerung in ursächlichen Zusammenhang mit der blauen Farbe, die solche Hautstellen der von ihm untersuchten Fische zeigen. Beide Autoren haben diese Beobachtung histologisch nicht weiter verfolgt. Am Schlusse der Abhandlung werde ich auf die Mitteilungen von Pouchet und Heincke noch näher eingehen.

Die Untersuchung der von mir beobachteten, auffälligen und höchst eigenartigen Chromatophorenkombinationen ergab mir nun eine Reihe sehr interessanter Tatsachen, welche nicht allein für die Lehre von den Chromatophoren und vom Farbenwechsel der Fische Bedeutung haben, sondern, wie mir scheint, auch für unsere Kenntnis von der Zelle überhaupt von Belang sind.

---

[1] Vgl. E. Ballowitz, Über die Bewegungserscheinungen der Pigmentzellen. Biol. Centralblatt. Bd. XIII. Nr. 19/20. 1893. — Derselbe, Die Nervenendigungen der Pigmentzellen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVI. 1893.

[2] Pouchet, Sur les colorations bleues des poissons. Compt. rend. d. Séances de l'Académie d. sc. à Paris. T. LXXIV. 1872. — Journal de l'anatomie et de la physiologie norm. et path. de l'homme et des animaux. Anné 8. 1872. — Derselbe, Des changements de coloration sous l'influence des nerfs. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie norm. et path. de l'homme et des animaux. 1876. T. XII.

[3] Fr. Heincke, Bemerkungen über den Farbenwechsel einiger Fische. Schriften des naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein. Bd. I, Heft 3, Kiel 1876.

Ich benutzte daher einen nochmaligen Aufenthalt im August und September des vorigen Jahres (1911) auf Helgoland, um meine Untersuchungen fortzusetzen. In der folgenden Abhandlung will ich über die Resultate berichten.

Ich ergreife gern die Gelegenheit, dem Direktor der Helgoländer Biologischen Anstalt, Herrn Geheimen Regierungsrat Professor Dr. Heincke, sowie den Herren Beamten der Anstalt, insbesondere Herrn Professor Dr. Hartlaub und Herrn Dr. Mielck, für die liebenswürdige Bereitwilligkeit, mit welcher sie mir das erforderliche Material zur Verfügung stellten, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

Als Studienobjekt dienten mir in erster Linie 6—12 cm lange Exemplare von *Trachinus vipera* Cuv., die ich in großer Zahl auf Helgoland erhielt; im ganzen verarbeitete ich etwa 40 Exemplare.

Im Laufe der Zeit dehnte ich meine Untersuchungen auch auf zahlreiche andre Knochenfische aus und traf ich hier ähnliche Bildungen an. Bei keinem der von mir bisher untersuchten Fische, auch nicht bei den mit *Trachinus vipera* nächstverwandten, fand ich indessen die Chromatophorenkombinationen so schön ausgebildet und allgemein in der Haut verbreitet wie bei *Trachinus vipera*, so daß dieser Knochenfisch geradezu als klassisches Objekt für die zu beschreibenden Strukturen hingestellt werden kann. Ich will mich daher darauf beschränken, in dieser Abhandlung lediglich die bei *Trachinus vipera* erhaltenen Befunde zu schildern, schon aus dem Grunde, um dieser Mitteilung und den erforderlichen Abbildungen keinen zu großen Umfang zu geben.

*Trachinus vipera* Cuv. ist ein kleiner, mit Giftstacheln versehener, der Familie der Trachiniden angehöriger Knochenfisch, welcher an der Helgoländer Düne im Sande lebt und sich bis auf die hervorglotzenden Augen in den Sand eingräbt, um auf Beute zu lauern. In Anpassung an seine Lebensweise besitzt der Fisch auch eine einfach graubräunliche Sandfärbung, welche zunächst, soweit sie für diese Untersuchung von Interesse ist, berücksichtigt werden muß.

Die durchscheinende, mit kleinen, in schrägen Reihen angeordneten Schuppen bedeckte Haut ist bläulich-grau mit hellbraunen bis gelblich-braunen, schräg nach vorn und unten gerichteten, etwas gebogenen Streifen; der hinterste braune Streifen geht meist vom Schwanz bis etwa zur Körpermitte. Die helle, schmale Seitenlinie liegt in einem ebensolchen braunen Streifen. Alle braunen Streifen hängen durch verwaschene, kleine, braune Flecken und als Streifen erscheinende Fleckenreihen zusammen. Unterhalb der Seitenlinie sind nur schwächer

gefärbte, bräunliche Flecken und Streifen vorhanden. Der Bauch ist silberglänzend, bläulich schimmernd; der Silberglanz nimmt gegen den Rücken hin ab. Zwischen den Flecken und Streifen ist die Haut grau durchscheinend, bei bestimmtem seitlichem Lichtauffall mit deutlichem bläulichem Schimmer und leicht irisierend.

Auf der Oberseite des Kopfes erscheint die Färbung ähnlich wie auf dem Rücken, nur etwas dunkler; die braune Farbe tritt hier in Form von kleinen, verwaschenen, mehr oder weniger zusammenhängenden Flecken auf.

In den braunen Streifen und Flecken erkennt man schon mit bloßem Auge kleine dunkle Pünktchen, die Melanophoren.

Die Haut ist nur schwach pigmentiert, so daß das graue Muskelfleisch durchschimmert.

Intensiv schwarz gefärbt erscheint die Flossenhaut zwischen den Giftstacheln in der vorderen Rückenflosse, während die Giftstacheln selbst hell geblieben sind. Der hintere Teil der Schwanzflosse besitzt eine breite, schwefelgelbe Binde, welche durch einen hinteren schwarzen Randsaum begrenzt wird.

Die mikroskopische Untersuchung der dem soeben getöteten Fische entnommenen Haut des Rumpfes, insbesondere seiner Rückenseite, in physiologischer Kochsalzlösung bei schwächerer Vergrößerung ergibt, daß sich in den oberflächlichen Lagen der Haut die folgenden Farbstoffzellen vorfinden:

1) gelbe Chromatophoren (Xanthophoren),
2) Chromatophoren mit schwarzbraunem bis schwarzem Pigment (Melanophoren),
3) mit Guaninkrystallen versehene Zellen, Iridocyten und Zusammenlagerungen derselben, Iridosomen[1] und
4) die näher zu beschreibenden Zusammenlagerungen von Iridocyten und Melanophoren, welche ich als Melaniridosomen[1] bezeichnen will und als chromatische Hautorgane auffasse; diese liegen in den oberflächlichen Schichten der Lederhaut.

Dazu kommen dann noch in der tiefsten Lage der Haut befind-

[1] Ich habe diese eigenartigen Zusammenlagerungen als Somen (σῶμα) bezeichnet. Anfangs hatte ich hierfür die Bezeichnung »Plax« (Iridoplax, Melaniridoplax) gewählt. Da aber, wie wir sehen werden, die Farbstoffzellen in ihnen nicht miteinander verschmelzen, und man unter »Plax« im allgemeinen Riesenzellen oder auch Zellverschmelzungen mit zahlreichen Kernen darin zu bezeichnen pflegt, vgl. z. B. »Myeloplax«, »Elektroplax«, so habe ich die mehr indifferente Bezeichnung »Som« vorgezogen.

liche, ganz platte Iridocyten, welche sich zu einer Zellenlage, dem bekannten Argenteum, zusammenlegen und vor allem an der Bauchseite und den unteren Seitenteilen des Rumpfes ausgebildet sind. Dieser Iridocytenschicht sind zahlreiche Melanophoren angelagert. Im Argenteum der Dorsalseite befinden sich dann auch noch Iridosomen und Melaniridosomen von besonderer Form.

Man erkennt an der lebensfrischen, mit der Schuppenseite nach oben flächenhaft ausgebreiteten Haut, daß die bräunlichen Streifen und Flecken durch gelbe und schwarze, meist nebeneinander liegende Chromatophoren in gewöhnlicher Weise verursacht werden; die Xanthophoren und Melanophoren sind voneinander isoliert, und befinden sich die Melanophoren gewöhnlich in den Zwischenräumen zwischen den gelben Farbstoffzellen. In den bläulich-grauen Stellen dazwischen fehlen die gelben Chromatophoren. Hier liegen nun voneinander getrennt die Melaniridosomen, deren Melanophor sein Pigment in sehr verschiedenen Zuständen der Ausdehnung zeigt. Zwischen den Melaniridosomen sieht man auch Iridosomen und Iridocyten ohne Melanophor. Die Melaniridosomen beschränken sich aber nicht auf die Stellen zwischen den gelbbraunen Streifen und Flecken, sondern dringen auch etwas in die letzteren ein, wenigstens in ihre Randpartien.

Für das nähere Studium der Melaniridosomen habe ich eine größere Anzahl Exemplare von verschieden langen *Trachinus vipera* nach mehreren Methoden konserviert. Die lebenden oder durch Dekapitation frisch getöteten Fische kamen ohne weiteres in die Fixierungsflüssigkeiten und sodann, nach entsprechender Vorbehandlung, in 70%igen Alkohol. Um die Flächenpräparate durchsichtiger zu machen, wurde ein Teil der Fische nach der Fixierung, besonders nach der Sublimatbehandlung, von der Epidermis und von den Schuppen durch Abschaben der Haut befreit. Als Fixierungsflüssigkeit dienten mir:

1) konzentrierte wässerige Sublimatlösung,
2) konzentrierte wässerige Sublimatlösung mit Zusatz von 5% Eisessig,
3) 5—10%ige Formollösungen; diese Präparate verblieben in dem Formol bis zum Einschluß in Balsam;
4) absoluter und 70%iger Alkohol,
5) 0,5%ige Osmiumsäure.

Bei dieser Konservierung wird der gelbe Farbstoff aus den Xanthophoren extrahiert, so daß diese Farbstoffzellen in den konservierten Präparaten so ohne weiteres nicht mehr gut sichtbar und zu unter-

suchen sind. Ich will daher die Xanthophoren in dieser Studie nicht berücksichtigen.

Vorsicht ist auch bei der Konservierung hinsichtlich der Iridocyten anzuwenden, da die Guaninkörperchen dieser Zellen durch stärkere Säuren und Alkalien aufgelöst werden. In dem nach obigen Methoden konservierten Material hatten sich aber die Guaninkörper sehr gut erhalten, abgesehen von den in Formol längere Zeit aufbewahrten Stücken, worauf ich unten zurückkommen werde.

Von dem geschuppten und ungeschuppten Material habe ich nun zu Hause in meinem Laboratorium zunächst in Balsam eingeschlossene Flächenpräparate und sodann Serienschnitte untersucht, die ich in Folgendem beschreiben will. Der folgenden Beschreibung sowie den sämmtlichen, auf den 5 Tafeln dargestellten Abbildungen liegen ausschließlich in Balsam eingeschlossene Dauerpräparate zu Grunde. Da die Xanthophoren in diesen Präparaten unsichtbar geworden waren und daher nicht berücksichtigt werden konnten, kommen für uns hier nur in Betracht:

1) die Melanophoren;
2) die Iridocyten und Iridosomen ohne Melanophor;
3) die Melaniridosomen oder chromatischen Organe;
4) die Übergangsformen von den Iridocyten und Iridosomen zu den Melaniridosomen.

Der Übersichtlichkeit wegen muß ich die Chromatophoren der oberflächlichen Hautschichten von denen des tiefer gelegenen Stratum argenteum trennen und beide gesondert behandeln.

Bevor ich auf den feineren Bau der verschiedenen Farbstoffzellen näher eingehe, ist eine Orientierung über ihre Verteilung und Anordnung in Übersichtsbildern bei schwacher Vergrößerung erforderlich. (Siehe Taf. XIV.)

Untersucht man mittelgroße, in oben angegebener Weise konservierte Exemplare von *Trachinus vipera* mit der Lupe, so sieht man, daß die dunklen Pigmentkörper, darunter auch die chromatischen Organe, in schmalen Streifen angeordnet sind, welche, entsprechend den schrägen Schuppenreihen, von oben und vorn nach unten und hinten parallel neben einander verlaufen. Diese Streifen werden, wenn auch nicht vollkommen, durch die Seitenlinie unterbrochen und verlieren sich etwas unterhalb der Seitenlinie gegen den Bauch hin allmählich, indem hier die Pigmentkörper spärlicher werden. In diesen Streifen liegen die Pigmentkörper völlig isoliert und sind meist durch Zwischenräume voneinander getrennt, die gewöhnlich wesent-

lich größer sind als die Durchmesser der Pigmentkörper selbst. Nur im Bereich der dunkleren Flecken liegen die Pigmentkörper dichter. Gerade die isolierte Lage und spärliche, flächenhafte Verteilung der Pigmentkörper macht diesen *Trachinus* zu einem so günstigen Untersuchungsobjekt. Die Pigmentkörper, unter ihnen auch die chromatischen Organe, erscheinen bei Lupenvergrößerungen als kleine dunkle Pünktchen und lassen weitere Unterschiede noch nicht erkennen. Bei Exemplaren der oben bezeichneten Größe findet man regelmäßig vereinzelte, auffallend große, schwarze Pigmentkörper, welche meist in Längsreihen hintereinander angeordnet sind. Am häufigsten fand ich diese spärlichen, anscheinend segmental angeordneten, großen Pigmentzellen in der Mitte des Körpers auf dem Rücken jederseits in der Nähe der Medianlinie, ferner in der Nähe der Seitenlinie und unterhalb derselben gegen den Bauch hin.

Sehr deutlich wird diese Anordnung der Pigmentkörper, wenn man größere Hautstücke abpräpariert und der Fläche nach ausgebreitet in Balsam einschließt. Die dünnen, durchsichtigen Schuppen bleiben dabei mit der Epidermis am besten erhalten, um alle Pigmentzellen möglichst in der Lage zu belassen; bei der Dünnheit der Haut macht es dabei nicht viel Unterschied, ob im Präparat die Schuppenseite nach oben oder nach unten gekehrt ist. Will man die Pigmentzellen im Flächenbild bei stärkerer Vergrößerung näher studieren, so empfiehlt es sich allerdings, dazu von den Schuppen und der Epidermis befreite Hautstücke zu nehmen.

Die Photogramme der Fig. 1—3 der Taf. XIV sind nach solchen Übersichtspräparaten bei ganz schwacher Vergrößerung angefertigt. Die Hautstücke stammen von der Seite des Fisches etwa aus der Mitte des Rumpfes. Fig. 1 und 2 sind bei 13facher Vergrößerung, Fig. 3 bei 25facher Vergrößerung photographiert. Fig. 1 gehört dem Rücken von der Nähe der dorsalen Medianlinie bis oberhalb der Seitenlinie an, Fig. 2 zeigt die Gegend oberhalb und unterhalb der Seitenlinie, welche letztere als schmaler, heller Streif von rechts nach links durch die Mitte des Präparates geht. Fig. 3 stellt bei ein wenig stärkerer Vergrößerung (25fach) den rechten oberen Teil der Fig. 1 dar. In allen drei Figuren erkennt man die reihenweise Anordnung und die isolierte Lage der Pigmentkörper, die in den dunklen Flecken dichter gelagert und ausgebreitet sind. Auf dem Rücken (Fig. 1 und 3) fließen die Streifen mehr zusammen, hier liegen die Pigmentkörper auch am dichtesten. Oben rechts fallen in Fig. 1 und 3 zwei sehr große Melanophoren auf. Zwischen den Pigmentkörpern in den Streifen

sieht man schon bei diesen schwachen Vergrößerungen kleine punktförmige Körper, welche entweder isoliert liegen oder zu kurzen Reihen zusammengelagert sind. Dies sind die Iridocyten und Iridosomen der oberflächlichen Lage. Weitere Einzelheiten sind bei dieser schwachen Vergrößerung nicht zu erkennen.

Gehen wir daher zu der speziellen Untersuchung der einzelnen Chromatophorenarten bei stärkerer Vergrößerung über.

## II. Chromatophoren und Chromatophorenkombinationen der oberflächlichen Hautschichten.

### 1. Melanophoren.

Hier kommen zunächst nur die völlig isoliert liegenden, mit Iridocyten nicht in Verbindung getretenen, dunklen Pigmentzellen in Betracht.

Diese mit dunkelbraunen bis schwärzlichen Pigmentkörnchen versehenen Melanophoren bieten nichts Besonderes dar und gleichen den schon genauer bekannten, dunklen Chromatophoren, wie sie sich überall auch bei andern Knochenfischen vorfinden. Sie lagern in großer Zahl zwischen den Xanthophoren in den oben beschriebenen bräunlichen Streifen und Flecken der *Trachinus*-Haut; nur sehr vereinzelt und spärlich werden sie in den bläulich grauen Stellen zwischen den Melaniridosomen selbst angetroffen.

Es sind sternförmige, verschieden große Zellen mit zahlreichen radiär ausstrahlenden Ausläufern. In den braunen Flecken liegen diese Melanophoren besonders dicht und besitzen hier längere, schmale, oft verzweigte Ausläufer. Die von Solger[1] aufgefundene »Sphäre« ist in vielen, aber nicht in allen als punktförmiger, heller, centraler Fleck deutlich; ein bis drei Kerne, gewöhnlich zwei, lassen sich meist an den mehr ausgebreiteten Chromatophoren als helle Stellen ohne weiteres erkennen; nicht selten befinden sich die Kerne in der Basis der Fortsätze.

Ihre Größe und auch ihre Form schwankt zwischen zwei Extremen. An der Rückenseite finden sich kleinere, mehr sternförmig ausgebreitete Melanophoren von gewöhnlicher Form mit kürzeren pigmentreichen Fortsätzen. Gegen die Bauchseite hin, in der Tiefe des Coriums, treten

[1] B. Solger, Zur Struktur der Pigmentzelle. Zoologischer Anzeiger. Jahrgang 12. 1889. — Derselbe, Über pigmentierte Zellen und deren Centralmasse. Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins von Neuvorpommern und Rügen. Jahrg. 22. 1890. — Derselbe, Nachtrag zum Artikel: Zur Struktur der Pigmentzelle. Zoologischer Anzeiger. Jahrg. 13. 1890.

an ihre Stelle große Melanocyten, welche durch eine kleine centrale, oft fast ganz pigmentlose Scheibe und davon radiär ausgehende, parallel der Hautoberfläche ausgebreitete, sehr zahlreiche, sehr feine und sehr lange Fortsätze ausgezeichnet sind; die Fortsätze teilen sich nicht selten spitzwinklig. Beide Extreme sind durch Übergänge miteinander verbunden.

Dazu kommen dann noch die oben schon erwähnten, nur an bestimmten Stellen sich vorfindenden, sehr pigmentreichen Riesenmelanophoren, auf welche ich hier nicht näher eingehen will, da sie für diese Studie nicht in Betracht kommen und ich sie daher an anderer Stelle beschreiben werde; sie gehören der Lage des Argenteum an.

### 2. Iridocyten und Iridosomen.

Diese eigenartigen Farbzellen, mit welchen sich Pouchet und Cunningham bereits eingehender beschäftigt haben, sind charakterisiert durch die Einlagerung der irisierenden Guaninkörperchen, welche als Produkte der vitalen Tätigkeit des Zellprotoplasmas aufzufassen sind. Durch diese Einlagerungen werden die Zellen im Flächenpräparat kenntlich und fallen in den oberflächlichen Schichten des Coriums sofort auf.

Bei *Trachinus vipera* besitzen die Guaninkörperchen (Corps irisants Pouchets) die Form schmaler, dünner, fädchenartiger Stäbchen, welche im Zellprotoplasma in sehr großer Zahl vorhanden sind und sehr dicht gelagert erscheinen. In den oberflächlichen Iridocyten zeigen die Stäbchen eine sehr charakteristische Anordnung in sofern, als sie in der peripherischen Schicht aller Iridocyten senkrecht zur Oberfläche der Zellen parallel nebeneinander und so dicht liegen, daß nur schmale Spalträume im Protoplasma zwischen ihnen frei bleiben. Infolgedessen besitzen alle Iridocyten eine breite, peripherische, radiär gestrichelte Zone. Diese radiäre Streifung tritt im Flächenbilde der Zellen schon bei schwächerer Vergrößerung hervor, wie die Abbildungen z. B. Fig. 14*a*, 23*a*, 25—33 der Taf. XV, Fig. 37*a*, 38—44, 47*a*, 51, 52, 63 und 65 der Taf. XVI und Fig. 90—100 der Taf. XVII zeigen; besonders deutlich wird sie im Schnittbilde (vgl. Fig. 130—132 auf Taf. XVIII).

In jedem Iridocyten läßt sich ein großer, rundlicher, ovaler, oft etwas unregelmäßiger Kern nachweisen, so daß die Zellennatur, auch der kleinsten Iridocyten, über allen Zweifel erhaben ist. Dieser Kern erscheint in vielen Iridocyten, die mehr abgeplattet und daher durchsichtiger sind, schon bei schwacher Vergrößerung als hellerer Fleck. Als solcher wurde der Iridocytenkern schon von früheren Beobachtern,

z. B. Cunningham[1] erkannt. Vgl. z. B. den isolierten Iridocyten in Fig. 52 und die beiden zusammengelagerten Iridocyten in Fig. 51 der Taf. XVI. In mit Hämatoxylin gefärbten Schnitten ist der Kern leicht aufzufinden, vgl. die Schnittbilder der Taf. XVIII; es scheint in jedem Iridocyten nur ein Kern vorzukommen. Der Kern ist mit deutlichem Kerngerüst und Kernkörperchen versehen. Das letztere ist besonders in mit Eisenhämatoxylin behandelten, stark entfärbten Präparaten deutlich.

Die Größe und Form dieser mit Guaninstäbchen angefüllten Iridocyten ist nun verschieden. Die kleinsten, von rundlicher Form, maßen 0,012—0,014, die größten, soweit sie als isolierte Zellen erkannt werden konnten, 0,016—0,018 mm.

Kugelrunde Iridocyten wurden in den oberflächlichen Lagen häufig angetroffen, nicht selten auch ovale und ellipsoide, die in der Richtung senkrecht zur Oberfläche der Haut sich auch abplatten können. Die Zellen können sich aber auch mehr in die Länge strecken und hier und da kleine, meist abgerundete Fortsätze aus sich entstehen lassen, die aber nur kurz und spärlich bleiben. Die Seiten und Ränder dieser Zellen sind meist abgerundet, convex; besonders die langgestreckten Elemente können sich aber auch stark abplatten, so daß sie dünn und durchscheinend werden.

Eigentümlich für die Iridocyten ist nun ihre Neigung, sich zusammenzulagern, wie dies die Abbildungen erläutern; solche Zusammenlagerungen sind weit häufiger als isolierte Iridocyten.

In Fig. 14*a* und *b*, Fig. 23*a* und *b* der Taf. XV, Fig. 79 der Taf. XVI und Fig. 90—100 der Taf. XVII sehen wir isoliert liegende, meist kugelrunde Iridocyten; in Fig. 46*a* und *b* der Taf. XVI hängen zwei etwas unregelmäßig gestaltete Zellen durch einen feinen Faden zusammen. Sehr häufig legen sich zwei rundliche Zellen zusammen, so daß biskuitförmige Bildungen entstehen, Fig. 31 der Taf. XV, Fig. 51 der Taf. XVI, Fig. 94 der Taf. XVII. An den Berührungsflächen findet meist eine Abplattung statt, so daß die Doppelzelle im ganzen rundlich, oval oder ellipsoid wird, Fig. 31 der Taf. XV, Fig. 51 der Taf. XVI. Nicht selten sind Zusammenlagerungen von drei, vier und mehr Iridocyten zu unregelmäßigen, im allgemeinen kugeligen, an Eifurchungen erinnernden Klumpen, an welchen sich die einzelnen Iridocyten meist noch deutlich abgrenzen lassen, und jede Zelle für sich einen

[1] J. T. Cunningham and C. H. MacMunn, On the coloration of the skin of fishes, especially of Pleuronectidae. Philosophical Transactions of the R. Society of London. Vol. CLXXXIV B, 1893.

abgerundeten Vorsprung des Klumpens verursacht. Vgl. z. B. Fig. 5—7 und 25 auf Taf. XV. Die größten dieser mehr rundlichen Iridocytenklumpen hatten einen längsten Durchmesser von 0,020—0,036 mm. Häufig fügen sich die Zellen auch reihenweise zu drei, vier und mehr Individuen aneinander, Fig. 5, 7 und 29 der Taf. XV. Diese Reihen werden bisweilen länger, können sich umknicken, verzweigen und mit benachbarten verbinden, vgl. Fig. 5, 7 und 29 auf Taf. XV. An den Klumpen und Reihen ist es oft nicht möglich, die einzelnen, innig aneinandergefügten Iridocyten im Flächenbilde voneinander zu unterscheiden. Diese Zusammenlagerungen von Iridocyten habe ich oben schon als Iridosomen bezeichnet.

Die Iridocyten und Iridosomen befinden sich in gleichem Niveau mit den zu besprechenden chromatischen Organen und liegen zwischen den letzteren und in deren Nähe, wie die Gruppenbilder der Fig. 5—7 der Taf. XV bei schwacher Vergrößerung am besten illustrieren.

Sie sind oft fleckenweise angeordnet und zwar in den oben beschriebenen schrägen Streifen am Rumpf. In den dorsalen Flecken besitzen die Iridosomen durchgehend die Form von verschieden großen Klumpen, hier sind längere Iridocytenreihen selten. In den Flecken in der Nähe der Seitenlinie ordnen sich die Iridocyten dagegen vorwiegend in Reihen an, die sich hier und da auch netzig mit einander verbinden können. Diese Iridocytenreihen verlaufen gewöhnlich in der Richtung der Schuppenreihen. Indessen finden sich auch Exemplare, welche die beschriebene Anordnung der Iridosomen vermissen lassen.

In den Photogrammen der Taf. XIV, besonders in Fig. 3, sodann in den Übersichtsbildern Fig. 5—7 der Taf. XV sind die Iridosomengruppen als Pünktchen und kurze Streifen zwischen den großen Melaniridosomen deutlich zu erkennen.

Die Iridocyten erscheinen infolge der Einlagerung der zahlreichen Guaninstäbchen bei gewöhnlichem Tageslicht unter dem Mikroskop im durchfallenden Licht, in dem frischen, ohne weiteren Zusatz untersuchten Hautstück grau mit einer leicht gelblichen Nuance und sind schon bei schwacher Vergrößerung sehr gut zu sehen. Blendet man das Licht ab und betrachtet das frische Hautstück bei schwacher Vergrößerung mit auffallendem Licht, so treten die Guaninzellen als weißlich graue, glänzende, leicht grünlich und bläulich irisierende Körper sehr schön hervor und werden fast noch deutlicher als bei durchfallendem Licht.

Sehr lebhaft brillierend wird der irisierende Glanz dieser Körper, wenn man bei auffallendem direktem Sonnenlicht untersucht.

In dem in Balsam eingeschlossenen, ungefärbten Präparat besitzen die Iridocyten bei durchfallendem Licht, wie die Abbildungen zeigen, eine ausgesprochene gelbliche Färbung und, wenigstens die dickeren, rundlichen Zellen und Zellenvereinigungen, einen schwachen Glanz. Blendet man das Licht ab, so werden die Guaninzellen undurchsichtig und erhalten einen gelblich-weißlichen und bläulichen Schimmer. Vgl. auf Taf. XV und XVI Fig. 14*a*, 23*a* und 37*a* (Iridocyten bei durchfallendem Licht) und Fig. 14*b*, 23*b* und 37*b* (Iridocyten bei auffallendem Licht). Bei Untersuchung in direktem Sonnenlicht erglänzen die Iridocyten in einem ausgesprochen bläulichen, matten Glanze.

### 3. Die Melaniridosomen oder chromatischen Organe.

Die von mir als Iridosomen bezeichneten, im vorigen Kapitel beschriebenen Vereinigungen von Iridocyten leiten uns über zu den eigenartigen Melaniridosomen, bei welchen eine kapselartig zusammengeschlossene Gruppe von Iridocyten einen Melanophor in ihrem Innern einschließt und so ein förmliches, kleines, chromatisches Hautorgan bildet.

Das Aussehen dieser Melaniridosomen ist nun ganz außerordentlich verschieden, man kann sagen, daß kaum zwei solche Gebilde in den Präparaten angetroffen werden, die sich in allem völlig gleichen. Ein Blick auf die zahlreichen Abbildungen der Taf. XV—XVIII mag dies erläutern. Diese außerordentlichen Verschiedenheiten werden bedingt durch die Zahl der zur Vereinigung kommenden Iridocyten, die Form der verschieden großen Iridosomen, die Lage des Melanophoren in dem Iridocytenhaufen und insbesondere durch die verschiedenen Ausdehnungszustände des Pigmentes[1] in den mannigfachen Fortsätzen des Melanophoren.

Wenn wir von dem Pigment zunächst absehen, so besitzen die Körper im allgemeinen die Form von rundlichen oder etwas abgeplatteten oder auch länglichen oder unregelmäßigen Klumpen, deren Oberfläche mit halbkugeligen, länglichen oder auch etwas unregelmäßigen Vorsprüngen besetzt ist. Diese Hervorragungen sind stets abgerundet und entsprechen den einzelnen Iridocyten oder auch kleineren Iridocytenvereinigungen, welche den Körper zusammensetzen. Bisweilen sind zwei Melaniridosomen durch eine längliche, aus vereinigten Iridocyten bestehende Brücke miteinander verbunden Fig. 40 und 41 der Taf. XVI. In Fig. 52 und 74 der Taf. XVI ist

[1] Unter »Pigment« sind hier immer die Melaninkörnchen der dunklen Chromatophoren (Melanophoren) verstanden.

der Körper semmelartig zweiteilig, in Fig. 56 der Taf. XVI erscheint er dreiteilig und in Fig. 59 zierlich fünflappig. Diese regelmäßigen, einfacheren Formen sind aber selten, gewöhnlich stellen sie vielhöckerige, mehr unregelmäßige Körper dar, wie am besten die Figuren der Taf. XV—XVIII zeigen.

Weniger differiert die Größe dieser Farbzellenkombinationen, obwohl auch sie in bestimmten Grenzen schwankt. Man muß da unterscheiden die Größe des Iridocytenklumpens und die Ausdehnung der Pigmentmasse in den außerhalb der Iridocyten liegenden Fortsätzen der dunklen Pigmentzelle. Der Durchmesser des den Melanophoren umschließenden Iridocytenklumpens schwankt zwischen 0,026—0,054 und mißt im Durchschnitt 0,040—0,050. Die kleinsten Körper haben die Größe der größten (des dunklen Pigmentes entbehrenden) Iridosomen und bleiben sogar noch etwas hinter ihrer Größe zurück, so daß sich die kleinsten Melaniridosomen unmittelbar an die größten Iridosomen anschließen. Dehnt sich das Pigment in den Fortsätzen aus, so kann der Durchmesser des Bereiches eines Melaniridosoms um das Doppelte und darüber zunehmen und 0,1 mm und mehr betragen.

Bei dieser Mannigfaltigkeit der Formen wird es das Zweckmäßigste sein, wenn wir zunächst an der Hand der Abbildungen das Aussehen und den Bau der typischen Melaniridosomen im Flächen- und Schnittbilde feststellen und alsdann die Abweichungen und Übergangsformen in Betracht ziehen.

Die Flächenbilder werden gewonnen, indem man sorgfältig abpräparierte und flächenhaft ausgebreitete Hautstücke ohne Tinktion in Balsam einschließt. Das Stratum argenteum kann an dem Hautstück bleiben, besser ist es, wenn diese dünne Schicht abpräpariert und besonders untersucht wird.

Die quergestreiften Muskelfasern, welche unter der Haut liegen und mit ihr in Verbindung treten, müssen auf alle Fälle von der Haut entfernt werden.

Solche Flächenpräparate sind, auch wenn Epithel und Schuppen noch erhalten wurden, hinreichend durchsichtig, um eine genaue Untersuchung auch mit stärkeren Vergrößerungen zu gestatten, da die Pigmentkörper völlig voneinander isoliert sind und sich in einer einfachen dünnen Schicht befinden. Dabei ist für die Untersuchung ziemlich gleichgültig, ob die Schuppenseite im Präparat nach oben oder nach unten liegt.

Die Fig. 5—9 der Taf. XV bringen Übersichtsbilder solcher Flächenpräparate bei schwacher, 102facher Vergrößerung (Leitz Obj. 3, Oc. 3, ausgezogener Tubus) und illustrieren anschaulich die mannigfachen Form- und Größendifferenzen der fraglichen Körper und die verschiedenen Ausdehnungszustände ihrer Pigmentmassen. Fig. 5 bis 7 entsprechen nach Zahl und Anordnung der Farbstoffzellen genau den Präparaten und zeigen je eine Gruppe von Farbstoffkörpern in ihrer natürlichen gegenseitigen Zusammenlagerung. Das Gleiche gilt auch für die Fig. 8 und 9 mit der Einschränkung, daß hier mehrere besonders charakteristische Formen von verschiedenen Stellen desselben Präparates am rechten und linken Rande der Gruppe hinzugefügt wurden. In Fig. 5 hat sich das Pigment centralwärts völlig zurückgezogen und bildet im Innern der Körper eine mehr oder weniger rundliche Masse. In Fig. 6 und 7 beginnt das Pigment sich mehr und mehr auszubreiten und zwar zunächst im Inneren der Körper und dann außerhalb derselben. In Fig. 8 und 9 sind die peripherischen Zellfortsätze mehr oder weniger vollständig bis in ihre letzten Enden hinein mit den Melaninkörnchen erfüllt. In Fig. 5—7 sieht man zwischen den Melaniridosomen zahlreiche isolierte Iridocyten und Iridosomen liegen, die letzteren zum Teil mit reihenweise aneinander gefügten Iridocyten.

Die Flächenpräparate wurden nun von mir nach drei Methoden untersucht und zwar

1) bei noch erhaltenen Guaninstäbchen mit durchfallendem Licht,
2) ebenso mit auffallendem Licht nach Abblendung des Mikroskopspiegels und
3) nach Auflösung des Gunainstäbchen bei durchfallendem Licht.

Die Guaninkörperchen in den Iridosomen noch besonders aufzulösen, war an den mit Formol (4—10%ige Formalin-Lösung) längere Zeit konservierten Stücken nicht mehr nötig, da der geringe Säuregehalt des Formols das Guanin alsbald völlig auflöst und zum Verschwinden bringt. Die mit Eisessig-Sublimatlösung und mit Alkohol konservierten Stücke behandelte ich mit dem gleichen Erfolge 1—2 Tage mit schwefeliger Säure. Durch diese Prozedur hellten sich die Iridosomen vollständig auf, so daß jetzt das ganze Pigmentskelet der Melaniridosomen übersichtlich zutage trat. Vgl. Fig. 10 auf Taf. XV und Fig. 101—108 auf Taf. XVIII.

Diese drei einfachen Untersuchungsmethoden ergänzten sich gegenseitig und gaben schon ohne jeden Schnitt die merkwürdigsten und wichtigsten Resultate.

### A. Die Melaniridosomen im Flächenbilde.

#### $A_1$. Die Melaniridosomen im Flächenbilde bei Untersuchung mit durchfallendem Licht.

Wir gehen am besten von denjenigen Melaniridosomen aus, in welchen sich die Pigmentmassen der Melanophoren ganz oder zum größten Teil zurückgezogen haben, sodaß sich die Pigmentkörnchen vollständig oder fast vollständig im Innern der Iridosomen befinden. Auf dieser Phase der Pigmentretraktion gleichen mithin die Melaniridosomen noch am meisten den oben beschriebenen Iridosomen, nur daß sie infolge des Pigmentgehaltes wesentlich dunkler erscheinen und meist auch größer sind.

Die Fig. 5 und zum Teil auch noch Fig. 6 der Taf. XV zeigen solche Stadien bei schwacher (102facher) Vergrößerung (Leitz Obj. 3, Ocul. 3, Tubus ganz ausgezogen). Alle die großen, dunklen, schon bei dieser Vergrößerung unregelmäßig knollig erscheinenden Körper sind typische Melaniridosome, die sich durch ihre Größe und ihren Pigmentgehalt deutlich von den isoliert dazwischen befindlichen, helleren Iridocyten und Iridosomen unterscheiden. Bei vielen Körpern der Fig. 6 ist das gesamte Pigment zu einer rundlichen, centralen Masse zusammengeballt; bei andern gehen von dieser centralen Masse kurze, meist stumpfe Fortsätze aus. Werden diese länger, so entstehen im Innern des Körpers radiäre Pigmentarme, die zunächst nur bis an die Oberfläche des Körpers reichen und diesem eine innere, radspeichenartige Zeichnung verleihen. Siehe die durchsichtigeren Körper der Fig. 6 und in Fig. 7 der Taf. XV den mittleren Körper rechts. Dieses radspeichenartige Aussehen und diese durch kurze Fortsätze unregelmäßige Beschaffenheit der centralen Pigmentmasse habe ich weit häufiger angetroffen, als die Retraktion der Pigmentmasse zu einem rein kugeligen Körper.

Stellt man diese Melaniridosomen bei stärkerer, 450facher Vergrößerung (Leitz Obj. 7, Ocul. 3) ein, so erhält man Bilder wie auf Taf. XV unten, welche hauptsächlich Körper mit retrahierter Pigmentmasse zur Darstellung bringt, vgl. insbesondere Fig. 11*a*, 12*a*, 14*a*, 16*a*, 23*a*, 27, 30, 33, 37*a*, 42. Die Körper erscheinen alsdann als verschieden große, meist rundliche oder etwas längliche oder häufiger mehr unregelmäßige Klumpen, für welche charakteristisch ist, daß sie mit abgerundeten, knolligen Vorsprüngen besetzt sind. Man erkennt sofort, daß es sich hier um Zusammenballungen von Iridocyten handelt. Die kleinen abgerundeten Vorsprünge entsprechen einfachen

Iridocyten, die größeren wohl den Zusammenlagerungen von zwei und mehreren Flitterzellen. Am Rande der stets abgerundeten Vorsprünge ist die für die Iridocyten charakteristische radiäre Anordnung der feinen Guaninstäbchen bei mittlerer Einstellung sehr deutlich, wie der fein gestrichelte Randsaum der Körper beweist, welcher in den bei durchfallendem Licht hergestellten Zeichnungen überall angegeben ist. Vgl. auch Taf. XVI und auf Taf. XVIII die Fig. 131—132. Infolge des reichlichen Gehaltes an Guaninstäbchen und infolge der Dicke der Körper und ihrer Vorsprünge sind die Melaniridosomen wenig durchsichtig und dort, wo kein Pigment liegt, bei durchfallendem Licht von eigentümlicher, gelblichgrauer Tönung. Die Größe der Körper und die Zahl ihrer abgerundeten Vorsprünge läßt schon ohne weiteres darauf schließen, daß vor allem die größeren Körper sich aus zahlreichen Iridocyten zusammensetzen, besonders wenn man sie mit den dazwischen liegenden isolierten Iridocyten und den kleineren Iridosomen vergleicht. Vgl. Fig. 14, 23, 25—33 der Taf. XV, Fig. 51, 52, 76 und 79 der Taf. XVI.

Alle Iridocyten sind in den einzelnen Klumpen so innig und breit miteinander verbunden, daß es nicht gelingt, die Grenzen der einzelnen Zellen in diesen Flächenpräparaten auch nur annähernd zu erkennen. Wie es sich mit diesen Grenzen verhält, werden wir bei dem Studium der Schnittpräparate sehen, vgl. Taf. XVIII. Nicht selten lösen sich vereinzelte Iridocyten oder einige weniger miteinander verbackene Iridocyten aus dem Zusammenhang mit dem Klumpen etwas los, so daß sie alsdann als kugelige, mehr selbständige Abschnitte hervorragen. Fig. 36, 37 und 42 der Taf. XVI.

Aus dem Innern dieser Iridocytenklumpen sieht man nun bei durchfallendem Licht das retrahierte Pigment als schwarze oder schwarzbraune Stelle von größerer Ausdehnung durchschimmern, und wird es schon bei dieser Untersuchung unzweifelhaft, daß das Pigment an diesen typischen Melaniridosomen jetzt ganz im Innern des Iridosoms liegt und von ihm umschlossen ist. Vgl. Fig. 11*a*, 12*a*, 14*a*, 23*a*, 33 der Taf. XV und Fig. 35*a* und 42 der Taf. XVI. Die optische Begrenzung dieses großen centralen Pigmentfleckes ist daher undeutlich, mehr oder weniger verwaschen und oft unregelmäßig. Vgl. die bei durchfallendem Licht gezeichneten Figuren der Taf. XV, XVI, XVII. Das undeutliche verwaschene Aussehen erklärt sich durch die centrale Lage des Pigments im Innern des großen, wenig durchsichtigen Iridocytenklumpens, die unregelmäßige Begrenzung wird bedingt durch das Vorhandensein von Fortsätzen der centralen Pigmentmasse. Hat

sich die Pigmentmasse vollständig oder annähernd vollständig zurückgezogen, so sehen wir bei stärkerer Vergrößerung eine dunkle, centrale, verwaschene Stelle durchschimmern, ebenso die verschieden dicken Fortsätze, welche radspeichenartig von dem centralen Pigmentklumpen zur Oberfläche ausgehen, ohne diese zunächst zu erreichen. Solange diese Fortsätze noch ganz im Innern des Iridocytenklumpens stecken, sind sie zwar zu erkennen und mit der Mikrometerschraube zu verfolgen, lassen sich aber nicht scharf abgrenzen. Diese im Innern gelegenen Pigmentmassen konnten daher in den bei durchfallendem Licht angefertigten Zeichnungen auch nur verwaschen und undeutlich begrenzt wiedergegeben werden. Vgl. die Figuren der Taf. XV, XVI und XVII. Sobald nun die Enden dieser Fortsätze an der Oberfläche des Melaniridosoms hervortreten, erscheinen sie sofort scharf abgegrenzt und sehr deutlich. An der freien Oberfläche des Körpers verbreitern sich die Pigmentarme gewöhnlich etwas und entsenden anfangs kurze Pigmentfortsätze in die Nachbarschaft.

Je mehr sich das Pigment nun centrifugal ausbreitet, um so länger werden die Pigmentfortsätze, die im allgemeinen die Tendenz zeigen, außerhalb des Körpers in das Bindegewebe der Nachbarschaft radiär auszustrahlen und sich hauptsächlich parallel der Oberfläche des Coriums auszubreiten. In der Fig. 4 der Taf. XIV (bei 70facher Vergrößerung aufgenommenes Mikrophotogramm) und den Fig. 6—9 der Taf. XV sehen wir die Ausbreitung des Pigments in den peripherischen Fortsätzen bei schwächerer (102facher) Vergrößerung. In Fig. 6 erkennt man am Rande vieler Körper erst wenige und noch kurze Fortsätze; in Fig. 4 und 7 sind diese schon zahlreicher und länger geworden, um in Fig. 8 und 9 ihre maximale Ausdehnung zu erlangen. Dasselbe finden wir auf den Taf. XV (rechts unten), XVI und XVII, welche die peripherischen Pigmentstrahlen in den verschiedensten Expansionszuständen bei stärkerer (450facher) Vergrößerung (Leitz Obj. 7, Ocul. 3) vorführen.

Wie diese Figuren zeigen, sind die Pigmentstrahlen außerhalb der Körper meist schmal und fein und in ihrem äußeren Abschnitt nicht selten spitzwinkelig geteilt und spärlich verästelt; in ihrem Verlauf werden oft, besonders gegen das Ende hin, leichte Verbreiterungen beobachtet. Die Zahl der peripherischen Pigmentstrahlen ist meist beträchtlich. Untersucht man die Pigmentfortsätze genauer, so läßt sich eine Anordnung der Pigmentkörnchen in radiären Längsreihen nicht selten feststellen.

Auch die Länge der ganz entfalteten Pigmentstrahlen ist sehr

ansehnlich und kann den Durchmesser des Iridocytenklumpens wesentlich übertreffen. An der einen Seite sind die Fortsätze bisweilen länger entwickelt als auf der andern Seite. Fig. 9 auf Taf. XV, Fig. 66, 78 und 83 auf Taf. XVI und XVII. Melaniridosomen mit völlig ausgebreitetem Pigment erscheinen gewöhnlich heller und durchsichtiger, weil das Pigment aus ihrem Innern mehr oder weniger herausgeströmt ist.

Bevor die Pigmentstrahlen nun in das Bindegewebe der Nachbarschaft eintreten und hier außerhalb des Bereiches des Iridocytenklumpens frei verlaufen, zeigen sie ein höchst merkwürdiges Verhalten zu den Iridocyten selbst.

Zunächst fällt auf, daß die Pigmentmasse in mehr oder weniger zahlreichen voneinander gesonderten Strahlen aus den Iridosomen ausströmen und zwar sowohl an der der Epidermis zugewandten Oberfläche, wie auch an der entgegengesetzten unteren Fläche und den Seitenwänden des Melaniridosoms. Davon überzeugt man sich leicht, wenn man Hautstücke untersucht, die mit der Schuppenseite nach oben und solche, die mit der Schuppenseite nach unten in dem Präparate aufgestellt sind. Vgl. auch die Schnittpräparate der Taf. XVIII.

Schon an diesen bei durchfallendem Licht untersuchten Präparaten ist leicht festzustellen, daß der Pigmentaustritt zwischen den abgerundeten Vorsprüngen der Iridocyten erfolgt. Die Pigmentkörnchen verlassen den Iridocytenklumpen zwischen den Iridocyten, treten also nicht durch die Iridocyten selbst hindurch, soweit es sich wenigstens an diesen Flächenpräparaten sehen läßt. Sehr häufig verläßt die Hauptmasse des Pigments den Klumpen, von oben gesehen, in seiner Mitte, so daß das Melaniridosom alsdann ein dunkles Centrum aufweist. Das tritt aber nur ein, wenn sich hier in der Mitte kein Iridocytenvorsprung nach oben hin vorwölbt. In letzterem Falle fließen die Pigmentmassen an den Rändern dieses mittleren, oberflächlichen Iridocyten[1] oder der benachbarten hervor. Vgl. z. B. Fig. 26, 35*a*, 36, 43. Nicht selten (Fig. 52 und 55 der Taf. XVI) sieht man ein Büschel von Pigmentfortsätzen an der Oberfläche des Klumpens ganz unvermittelt hervorkommen, ohne daß man diese Pigmentmasse bei durchfallendem Licht im Innern verfolgen kann; wahrscheinlich ist alsdann die ganze Pigmentmasse eines Fortsatzes oder ihr größter Teil völlig an die Oberfläche getreten.

Das Merkwürdigste und Einzigdastehende ist aber das Verhalten

[1] Diese halbkugeligen Vorsprünge können auch schon Iridocytenvereinigungen sein.

dieser Pigmentmassen zu der Oberfläche des Iridosoms selbst. Sobald die Pigmentfortsätze nämlich zwischen den Iridocyten hervorgetreten sind, trennen sie sich noch nicht von dem Iridocytenkörper und strahlen meist noch nicht sofort direkt in die Umgegend aus, wie man von vornherein annehmen sollte; wenigstens tun das wohl nur wenige. Für gewöhnlich breiten sich vielmehr die Pigmentmassen erst eine Strecke weit an der convexen Oberfläche der benachbarten Iridocyten aus und lagern sich dabei dicht ihrer Oberfläche an. Auch kriechen feinste Pigmentmassen von den Hauptausflußstellen des Pigmentes direkt an der Oberfläche der Iridocyten entlang und hüllen sie oberflächlich mit einem dünnen, dicht angelagerten Pigmentüberzuge ein. Durch diesen dünnen Pigmentüberzug erhalten die betreffenden Stellen einen ausgesprochen bräunlichen, dunkleren Farbenton. Da oft der größte Teil, wenn nicht die ganze Oberfläche des Iridosoms in diesen dünnen Pigmentmantel eingehüllt ist, so verlieren solche Melaniridosome ihren hellgelblichen Farbenton und erscheinen bräunlich. Vgl. z. B. auf Taf. XVI, Fig. 45*a*—50*a*, Fig. 51—54, Fig. 55, 58, 59, 61, 62, 66, 72—77, 80, 81—82.

Durch diesen bräunlichen Farbenton heben sich die so eingehüllten Teile des Klumpens deutlich ab von den pigmentfrei gebliebenen Iridocyten desselben Klumpens, die ihr gelbliches Aussehen bewahren, besonders wenn sie am Rande des Klumpens in dünner Lage frei hervortreten. So ist z. B. in Fig. 46*a* und 48*a* der Taf. XVI am oberen Rande des Melaniridosoms ein großes halbmondförmiges Feld frei von Pigmentüberzug geblieben und hebt sich infolgedessen durch ihr gelbliches Kolorit deutlich von dem braunen Pigmentüberzug der übrigen Körperoberfläche ab. In Fig. 53 sind am unteren Rande zwei miteinander verbackene Iridocyten nicht vom Pigment überflossen.

Noch eine andre, sehr auffällige optische Erscheinung wird hierdurch bei durchfallendem Licht bedingt, daß nämlich die Randbegrenzung der von Pigment umflossenen Stellen als sehr deutliche, dunkle, schwarzbraune, etwas unregelmäßige Randlinie hervortritt, wie die Fig. 45*a*—50*a*, 51, 53, 54, 58, 59, 61, 62, 66, 72—79 und 81—82 der Taf. XVI illustrieren. Sie wird dadurch hervorgerufen, daß der zwischen den Iridocyten hervorquellende Pigmentüberzug sich bei der Flächenansicht um die convexen, abgerundeten Körper von oben nach unten, bzw. umgekehrt herumlegt; die Breite dieser dunklen Konturierung entspricht mithin der Dicke des Pigmentüberzuges. Da die dunkle Konturierung nur sehr schmal ist, kann der Pigmentüberzug der abgerundeten Flächen auch nur dünn sein, und da die dunkle Kon-

turierung dicht der Iridocytenoberfläche anliegt, so folgt daraus, daß die dünne Pigmenthaut die Oberfläche der Iridocyten unmittelbar umfließt. Wenn an den größeren Melaniridosomen solche Abrundungen übereinandergelagert sind, so können im Flächenbilde konzentrisch angeordnete dunkle Randlinien entstehen, was, wenn auch seltener, beobachtet wird, wenigstens bei diesen mehr kugeligen Melaniridosomen der oberflächlichen Schicht, vgl. Fig. 46*a* auf Tafel XVI; bei Beschreibung der Melaniridosomen des Argenteums werde ich hierauf noch zurückkommen. Den vom Pigment nicht umflossenen Iridosomenteilen fehlt natürlich die dunkle Pigmentrandlinie, wie die Figuren der Taf. XV, XVI, und XVII erkennen lassen.

Dieser dünne, wenn auch gewöhnlich nicht vollständige Pigmentüberzug des Iridocytenklumpens bleibt auch erhalten, wenn das Pigment sich in den Fortsätzen des Farbzellenkörpers maximal ausbreitet.

Die freien Pigmentfortsätze treten nicht selten an die in ihrem Weg befindlichen Iridocyten und pigmentlosen Iridosomen heran und umfließen zum Teil auch diese; es sieht dann fast aus, als wollten die Pigmentfortsätze die kleinen Iridocyten der Nachbarschaft zu dem großen Iridocytenklumpen, aus welchen die Pigmentfortsätze ausgetreten sind, heranziehen. So gehen in Fig. 47*a* auf Taf. XVI an zwei Seiten mehrere Pigmentstrahlen an zwei in der Nähe befindliche kleine Iridosome heran und beginnen, sie zu umfließen. Das Gleiche ist in Fig. 78 an einem Iridocyten zu sehen, welcher in der Gegend der Pigmentfortsätze infolge des durch sie gebildeten dünnen Pigmentüberzuges nach der Seite des Melaniridosoms hin eine deutliche, dunkle Randbegrenzung aufweist.

### $A_2$. Die Melaniridosomen im Flächenbilde bei Untersuchung mit auffallendem Licht.

Die Untersuchung der in Balsam eingeschlossenen Flächenpräparate mit auffallendem Licht liefert eine sehr willkommene, nicht unwesentliche Ergänzung der Resultate, welche bei dem Studium der Präparate mit durchfallendem Licht erhalten und im vorigen Kapitel beschrieben wurden.

Das weiße, auf das Präparat auffallende Tageslicht ist bei Anwendung mittlerer Vergrößerungen nicht stark genug, um alle Einzelheiten mit wünschenswerter Deutlichkeit erkennen zu lassen. Ich wählte daher zur Beleuchtung nach Abblendung des Spiegels Gasglühlicht, welches durch eine mit Wasser gefüllte Glaskugel konzentriert von oben schräg auf das Präparat geworfen wurde. Das Licht wird

dabei von den undurchsichtigen Guaninmassen reflektiert und dringt nicht mehr in das Innere des Melaniridosoms ein. Der Erfolg dieser Beleuchtung ist ein doppelter. Zunächst tritt die äußere Oberfläche des Iridocytenklumpens mit allen Einzelheiten des Reliefs außerordentlich plastisch hervor. Dabei bleiben die Guaninstäbchen unsichtbar, so daß auch die Strichelung des Randes der Iridocyten, welche bei durchfallendem Licht so deutlich war, verschwindet. Sodann hebt sich alles Pigment, welches aus dem Iridocytenklumpen hervorgetreten ist und sich an seiner Oberfläche befindet, sehr scharf ab, während das im Innern zurückgebliebene Pigment unsichtbar bleibt und bei dieser Untersuchung nicht stört. Dieses innere Pigment verrät sich nur durch eine deutliche blaue Färbung, während sich die pigmentfreie Iridocytenmasse durch einen schönen, gelblichen, gelblich-bläulichen oder bisweilen ganz hellbläulichen Glanz auszeichnet.

Auf Taf. XV und XVI ist eine Anzahl von Melaniridosomen bei durchfallendem und bei auffallendem Licht nebeneinander abgebildet. Die ersteren Figuren sind mit *a*, die letzteren mit *b* bezeichnet. Der verschiedene Effekt dieser beiden Untersuchungsmethoden wird durch die nebeneinander gestellten Figuren genügend illustriert. Man erkennt zunächst, daß in den Körpern mit retrahiertem Pigment (Taf. XV unten) die an der Oberfläche zurückgebliebenen Pigmentmassen weit deutlicher bei auffallendem Licht nachzuweisen sind, als bei durchfallendem. Während in den Fig. 11*a* und 12*a* bei durchfallendem Licht von oberflächlichem Pigment kaum etwas zu sehen ist, weil die durchscheinende centrale Pigmentmasse die Untersuchung beeinträchtigt, grenzen sich bei auffallendem Licht in Fig. 11*b* die frei vorragenden Spitzen mehrerer Pigmentstrahlen, in Fig. 12*b* eine einzige solche Spitze, sehr scharf ab. Zugleich treten die abgerundeten Vorsprünge der Iridocyten sehr schön hervor. Ähnliches zeigen die Fig. 15*a* und 15*b*, 23*a* und 23*b* und 37*a* und 37*b*. An den Melaniridosomen der Fig. 13*b*, 17*b*, 18*b* und 19*b* wird bei auffallendem Licht sofort klar, daß sich ein großer Teil der Pigmentmasse, in Fig. 13*b* in etwas unterbrochener Anordnung, auf der Oberfläche des Körpers befindet, was bei der Untersuchung mit durchfallendem Licht (Fig. 13*a* und 17*a*—19*a*) nicht so gut zu entscheiden ist. In den Fig. 16*b*, 20—22 ist bei auffallendem Licht festzustellen, daß zahlreiche Pigmentstrahlen aus dem Innern des Körpers zwischen den Iridocyten an die Oberfläche vordringen. In Fig. 35*b* beginnen die Fortsätze an einem besonders großen Melaniridosom bereits sich zu verzweigen. Sehr schön lassen sich hier auch schon an der Oberfläche des nach oben gewandten länglichen Irido-

cytenvorsprunges dünne Pigmentausbreitungen wahrnehmen, was bei Untersuchung mit durchfallendem Licht nicht möglich war, wie die nebenstehende Fig. 35*a* zeigt. Vgl. auch Fig. 16*a* mit 16*b*. Die centrale Pigmentmasse wird in diesen bei auffallendem Licht untersuchten Melaniridosomen meist durch ein deutlich blaues, wenn auch unscharf abgegrenztes Feld gekennzeichnet. Vgl. Fig. 11*b*, 12*b*, 16*b*, 20—22, 35*b*.

Besonders wertvoll wird die Untersuchung bei auffallendem Licht für den Nachweis der dünnen Pigmentüberzüge an der Oberfläche des Iridosoms, wie die Zusammenstellung der Fig. 45*a* und *b* bis 50*a* und *b*, sowie die Fig. 56 und 57 am besten zeigen. Wie bei Beschreibung der bei durchfallendem Licht gezeichneten Fig. 45*a*—50*a* im vorigen Kapitel bereits geschildert ist, hat sich die Pigmentmasse an der Oberfläche der Körper und in, wenn auch noch kurzen Pigmentfortsätzen bereits ausgebreitet. Bei Beleuchtung der Oberfläche dieser Körper in auffallendem Licht (Fig. 45*b*—50*b*) treten nun diese zarten, dünnen Überzüge und Fortsätze an der Oberfläche der Iridosomen äußerst deutlich und scharf hervor. Man sieht in den Abbildungen, daß viele dünne, schmale Pigmentfortsätze die convexen Oberflächen der Iridocyten überziehen, um dann bei weiterer Verlängerung frei in die Umgebung auszutreten. Besonders an den Austrittsstellen zwischen den Iridocyten, wo die Pigmentmassen auch oft zusammenhängen, sind diese Überzüge deutlich. In den Fig. 48*b*, 49*b* und 50*b* der Taf. XVI werden manche halbkugelige Iridocyten von einem ihrer Convexität angeschmiegten Kranze zahlreicher Fortsätze förmlich kelchartig umgeben, so daß die hellen Iridocyten wie eine Knospe in einem Kelche von Pigmentfortsätzen liegen. Noch deutlicher wird dies in den bei auffallendem Licht gezeichneten Fig. 56 und 57. Das Melaniridosom der Fig. 56 ist dreiteilig, und kommen die Fortsätze zwischen den drei Kugeln hervor, um sie kelchartig zu umfließen. In der durch schöne Plastik sich auszeichnenden Fig. 57 nimmt man wahr, wie die oberflächliche Pigmentmasse am Grunde der halbkugeligen Iridocyten und rings um dieselben herum zusammenfließt, und von hier aus die Fortsätze abgehen.

Die Betrachtung der genannten Figuren hat uns gleichzeitig das Oberflächenrelief der Melaniridosomen mit großer Plastik vorgeführt. Die ganze Oberfläche der größeren Körper ist bedeckt mit convexen, oft halbkugeligen Hervorragungen, die den einzelnen Iridocyten und kleinen Iridocytenverbänden entsprechen. Manche Melaniridosomen erinnern in ihrem Äußeren bei dieser Oberflächenbeleuchtung an das Aussehen von Furchungsstadien der Säugetierkeime. Im übrigen ver-

weise ich auf die im vorigen Kapitel gegebene Beschreibung der Formen der Melaniridosomen.

### $A_3$. Die Melaniridosomen im Flächenbilde nach Auflösung der Guaninkrystalle.

Es liegt nahe, die die Durchsichtigkeit behindernden Guaninstäbchen des Iridocytenklumpens durch Auflösung des Guanins zu beseitigen und dadurch das im Innern des Melaniridosoms befindliche Pigment der Untersuchung im Flächenbilde zugänglich zu machen. Wie oben auseinandergesetzt, lösen sich die Guaninkrystalle schon von selbst bei längerem (Monate langem) Aufenthalt der Fische in Formol auf, lassen sich auch sonst, wie bekannt, leicht durch Behandlung mit Alkalien und Säuren usw., z. B. schwefliger Säure, beseitigen. Die Schnittpräparate (vgl. Taf. XVIII) werden uns zeigen, daß die Guaninkörper alsdann spurlos verschwunden sind, und das Protoplasma der Iridocyten und Iridosomen hell durchsichtig geworden ist, während das dunkle Pigment der Melanophoren völlig intakt bleibt. Es restiert optisch mithin nur das dunkle Pigment und wird als förmliches Pigmentgerüst, fast möchte ich sagen, Pigmentskelet, sichtbar. So wird ermöglicht, die gesamte Pigmentmasse des Melanophoren im Flächenbilde auch innerhalb des Melaniridosoms auf das genaueste zu überblicken und in ihrem Zusammenhange zu verfolgen. Hierdurch wurden diese Flächenpräparate für mich ganz besonders instruktiv.

Die Untersuchung der so behandelten Präparate ergab nun ganz merkwürdige, höchst eigenartige Bilder, wie uns die nach solchen Präparaten gezeichnete Fig. 10 der Taf. XV zunächst bei schwacher (102facher) Vergrößerung vorführt; es sei bemerkt, daß in dieser Figur aus verschiedenen Präparaten eine Anzahl besonders charakteristischer und auffälliger Formen zusammengestellt worden ist.

Schon bei dieser schwachen Vergrößerung erkennen wir in den meisten Körpern die centrale Pigmentmasse, in welcher bisweilen der Sphärenfleck als heller Punkt sichtbar ist. Von ihr gehen zahlreiche, verschieden dicke, radiäre Pigmentarme zur Oberfläche. An manchen Körpern scheint die Pigmentmasse vollständig aus dem Innern herausgewandert zu sein, so daß das Letztere pigmentarm, ja ganz hell geworden ist. Die intracorpusculären Pigmentarme zerlegen sich an der freien Oberfläche der Körper in meist zahlreiche, radiär ausstrahlende, feine Pigmentfortsätze. Obwohl das Guanin aufgelöst und die Iridocyten ganz aufgehellt sind, lassen sich in fast allen Körpern die Grenzen der meisten Iridocyten und Iridocytengruppen schon bei dieser schwa-

chen Vergrößerung sehr deutlich unterscheiden, weil sie bezeichnet werden durch das zusammengeflossene oberflächliche Pigment des Melanophors. Dieses Pigment bewirkt eine mehr oder weniger vollständige Begrenzung von rundlichen oder etwas länglichen, hellen Feldern und läßt scheinbar vielkammerige Bildungen entstehen; jede Kammer entspricht einem Iridocyten oder einer kleinen Iridocytengruppe. Diese Bilder des isolierten Pigmentgerüstes verleihen dem ganzen Körper eine entfernte, äußere Ähnlichkeit mit gewissen skeletführenden Protozoen, etwa vielkammerigen Foraminiferen oder auch Radiolarien. Vgl. viele Körper der Fig. 10.

Untersuchen wir diese Flächenpräparate bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 101—118 der Taf. XVII), so erhalten wir die einfachsten Bilder an Melaniridosomen mit ganz oder fast ganz retrahiertem Pigment. Fig. 101—103 sind drei solche kleineren Melaniridosomen. Von der centralen Pigmentmasse gehen zahlreiche verschieden dicke Pigmentstrahlen aus, welche die Oberfläche des Körpers nicht oder nur eben erreichen. In Fig. 101 und 103 beginnt sich ein Teil der Strahlen schon in noch kurze Fortsätze zu zerlegen. Die äußere, noch pigmentfreie Oberfläche des Iridosoms ist an diesen Körpern oft sehr deutlich als feine, zarte Konturlinie wahrzunehmen. Vereinzelte Pigmentkörnchen können außen liegen bleiben.

In den andern Figuren der Taf. XVII (Fig. 104—115) ist das Pigment mehr oder weniger in zahlreichen freien Fortsätzen expandiert, welche von den freien Enden der intracorpusculären Pigmentarme in förmlichen Büscheln peripher ausstrahlen. Dieser büschelförmige Zerfall ist sehr charakteristisch und tritt besonders in den Fig. 104, 105, 106, 109, 110 und 114 hervor. In den meisten Figuren ist auch das oberflächliche Pigment und sein Zusammenfließen unmittelbar an der Oberfläche des Körpers sehr ausgeprägt. In den Fig. 104, 105 und 106 beginnt das Pigment sich soeben an der Oberfläche auszubreiten, so daß die dunklen, an der Oberfläche der Iridocyten gelegenen Pigmentlinien noch unvollständig sind und nicht die ganze Ausdehnung des Iridosoms erkennen lassen. In Fig. 112 ist unten links ein Iridocyt des Iridosoms bereits ganz umflossen, in Fig. 106, 107, 109 und 110 kann man schon mehrere von Pigment umgebene Iridocyten ringsherum deutlich abgrenzen. Sehr vollständig umgeben von oberflächlichem Pigment erweisen sich bei mittlerer Einstellung die Melaniridosomen der Fig. 113, 114 und 115. In Fig. 113 ist das Iridosom nur klein und durch die Pigmentmasse in zwei Hälften zerteilt, von denen eine jede wie eine ovale, helle Kammer erscheint. In dem sehr regel-

mäßig und zierlich aufgebauten Melaniridosom der Fig. 114 umgibt das Pigmentskelet sechs um die centrale Pigmentmasse herumgestellte, von den aufgehellten Iridocyten eingenommene Kammern. In Fig. 115 sind diese Kammern unregelmäßig und nicht vollständig durch Pigment von einander abgegrenzt. In Fig. 111 ist die Pigmentverteilung zwischen und an den Iridocyten eine sehr unregelmäßige, so daß der ganze Pigmentkörper verworren und wie zerzaust aussieht. Auch diese unregelmäßige Pigmentverteilung ist nicht selten.

Wenn man solche Melaniridosomen mit so weitgehender Ausbreitung des Pigments zunächst bei oberflächlicher Einstellung untersucht, so erscheint klar und deutlich der oberflächliche Pigmentüberzug. Bei mittlerer Einstellung des Körpers kommen die centrale Pigmentmasse und die intracorpusculären Pigmentarme zur Geltung und erscheinen in Übereinstimmung mit ihrer Dicke sehr scharf und dunkel. Die Pigmentausbreitungen der beiden Oberflächen der Körpers schimmern alsdann verwaschen und undeutlich durch. Bei solcher mittleren Einstellung sind die Pigmentgerüste der Fig. 111 und 113—115 gezeichnet. Bei tiefster Einstellung erhält man schließlich den Pigmentüberzug der Unterfläche des Körpers deutlich.

Wie schon bei Besprechung der Fig. 10 der Taf. XV erwähnt, kommt es nicht selten vor, daß das Pigment fast ganz aus der Mitte des Melanophoren herausgerückt ist; diese erscheint dann als großer heller Fleck, während in dem central angehäuften Pigment bisweilen nur ein feiner, heller Punkt, der Sphärenfleck (Fig. 105), zu erkennen ist. So ist in den Fig. 108, 109 und 118, welche bei sehr oberflächlicher Einstellung des Körpers gezeichnet sind, das Pigment aus dem Centrum fast ganz verschwunden.

### B. Die Melaniridosomen im Schnittbild.

Die in den vorigen Kapiteln mitgeteilten Resultate, welche wir durch Untersuchung der Flächenbilder der Melaniridosomen erhielten, werden durch das Studium der Schnittbilder in allem bestätigt und sehr wesentlich ergänzt, wie die Abbildungen auf Taf. XVIII dartun.

Zur Anfertigung der Serienschnitte verwandte ich hauptsächlich mit Eisessig-Sublimat fixierte Hautstücke, welche vor der Härtung in Alkohol von Epidermis und Schuppen befreit waren. Aber auch mit Alkohol und Formol behandeltes Material wurde geschnitten, nachdem es vorher mit schwefliger Säure entkalkt war, falls die Stücke noch die Schuppen besaßen. Die Schnittdicke betrug 5—10 $\mu$, in den meisten Serien 5 $\mu$. Die Schnitte wurden mit destilliertem Wasser

aufgeklebt. Gefärbt wurde mit gewöhnlichem Hämatoxylin nach Hansen und Delafield, zum Teil mit Nachfärbung vermittelst Eosin; eine Anzahl Schnitte wurde auch nach dem van Giesonschen Verfahren mit Pikrofuchsin tingiert.

Die Untersuchung des Eisessig-Sublimatmaterials ergab, daß die Guaninstäbchen zum größten Teil aufgelöst waren, obwohl sie sich vor der Färbung noch gut erhalten zeigten. Jedenfalls ist dies wohl auf den Alaungehalt der Farbstoffe zurückzuführen. Nur hier und da war der Erhaltungszustand des Guanins noch ein guter.

Die mit Hämatoxylin gefärbten Schnitte ließen nun zunächst erkennen, daß die Lage der Melaniridocyten mit den Iridocyten und Iridosomen dazwischen in der Haut eine oberflächliche ist, wie die Fig. 124, 126 bis 129 beweisen. Der freie, etwas unregelmäßig gebogene Rand dieser Figuren entspricht der vom Epithel befreiten Oberfläche des Coriums, an welcher die wohl hauptsächlich aus verdichtetem Bindegewebe bestehende Grenzschicht sichtbar ist. Die meisten Melaniridosomen liegen ziemlich dicht unter dieser Grenzschicht, vereinzelte auch etwas tiefer. Der längere Durchmesser der oft ein wenig abgeplatteten Körper ist dabei gewöhnlich parallel der Hautoberfläche gerichtet, wie die mit der Oberflächenseite der Haut nach oben orientierten Schnitte der Fig. 124, 126—129 erkennen lassen; der besseren Raumausnutzung wegen mußten die Fig. 125 und 130—133 unter einem rechten Winkel dazu auf der Taf. XVIII orientiert werden.

Die Fig. 124—129 sind bei mittelstarker, 600facher Vergrößerung (Leitz Obj. 7, Ocul. 3, Tubus ausgezogen) gezeichnet, die Fig. 130—133 dagegen bei starker Immersion-Vergrößerung (Zeiss homogene Immersion 2 mm, Ap. 1,40, Compensations-Ocul. 12, Vergr. etwa 1500).

Was nun zunächst die Iridosomen der kombinierten Körper anbetrifft, so ist in den Fig. 130—132 das Guanin noch vollständig erhalten. Die fädchenartigen Guaninstäbchen treten am Rande der gelblich erscheinenden Iridocyten sehr deutlich hervor und stehen senkrecht zur Oberfläche der Zellen und parallel dicht nebeneinander, so daß die peripherische Schicht der Iridocyten gestreift erscheint. Auch das Innere der Iridocyten ist mit nicht so regelmäßig angeordneten Guaninstäbchen erfüllt, deren optischer Querschnitt punktförmig erscheint. Zwischen den Guaninstäbchen und von denselben dicht umgeben liegt im Bereich des Iridosoms hier und da ein gut tingierter Kern; in den abgebildeten drei Schnitten waren je drei Kerne nachweisbar.

Durch die Guaninstäbchen wird die Abgrenzung der einzelnen

Iridocyten meist verdeckt und undeutlich gemacht, soweit nicht die breiten Pigmentarme der centralen Pigmentmasse die Grenzen bezeichnen. Nur bei mehr retrahiertem Pigment und wenn der Schnitt mehr die Oberfläche der abgerundeten Vorsprünge getroffen hat, sind die Grenzen zwischen den einzelnen Guaninzellen deutlicher. So trennt im unteren Teil der Fig. 132 ein ziemlich breiter, kanalartiger, heller Streifen vier Iridocyten voneinander; in dem linken Kanal lagern noch einige vereinzelte, mehr weniger isolierte Pigmentkörnchen.

Sehr viel mehr zeigen die tingierten Schnitte, wenn die Guaninstäbchen aufgelöst sind; die Stäbchen sind alsdann spurlos verschwunden. Das Innere der Iridocyten ist infolgedessen gleichmäßig aufgehellt und sieht bei schwacher Vergrößerung fast strukturlos aus. Vgl. Fig. 124 bis 129. Nur bei stärkster Vergrößerung und intensiver Eosinfärbung wird ein sehr zartes, feinfädiges, enges, meist gleichmäßiges Maschenwerk sichtbar, das zwischen den vielen Stäbchen übriggebliebene Protoplasma. Weitere Differenzierungen konnten in diesem Protoplasma nicht erkannt werden; nur in der Nähe des Kernes fand ich bei stärkster Vergrößerung nicht selten eine faserige, schmale, kurze Verdichtung, in welcher weitere Einzelheiten aber nicht festzustellen waren. Das gleichmäßig helle Aussehen der vom Guanin befreiten Iridocyten ist für diese sehr charakteristisch und kommt auch den isolierten Iridocyten und Iridosomen der oberflächlichen Coriumschicht zu, wie Fig. 124 zeigt; in dieser Figur befindet sich unterhalb und rechts von dem Melaniridosom je ein isoliertes Iridosom.

Bei der starken Aufhellung der Iridocyten ist ihr Kern stets deutlich, wenn er in den Schnitt selbst gefallen ist. Die Form desselben ist meist rundlich oder oval oder länglich, hier und da auch etwas unregelmäßig oder abgeplattet. Das Kerngerüst mit Kernkörperchen hat sich intensiv gefärbt. In jedem Iridocyten scheint nur ein Kern vorzukommen; zwei Kerne wurden nur ausnahmsweise angetroffen, und ließ sich dann meist bei Anwendung starker Vergrößerung noch eine, dann meist etwas schräg gerichtete Zellgrenze dazwischen nachweisen. Vgl. Fig. 126 und 131. In sehr seltenen Fällen war der Kern besonders groß.

Ganz besonders deutlich wurden durch Entfernung der Guaninstäbchen die Zellgrenzen der einzelnen Iridocyten, die bei erhaltenen Stäbchen meist nur schwierig festzustellen waren. Die Untersuchung ergab, daß jedem Iridocyten eine feine, tingible Zellhaut zukommt, die sehr deutlich ist und die einzelnen Iridocyten meist scharf durch dunkle Konturlinien voneinander abgrenzt. Dort, wo die Iridocyten

breit aneinander liegen, stoßen die beiden Zellhäute dicht aneinander und erscheinen als einfache Grenzlinie. Vgl. Fig. 124—129 und 133.

Bei der durch die Membran gegebenen scharfen Abgrenzung der einzelnen Iridocyten läßt sich in den Serienschnitten auch die Zahl der Guaninzellen feststellen, welche je ein Melaniridosom zusammensetzen. Da die Größe der letzteren variiert, ist die Zahl ihrer Iridocyten auch verschieden, und besitzen die größten Körper auch die größte Zahl der Iridocyten. An diesen großen Formen konnten bis 25 Iridocyten festgestellt werden, bei den mittelgroßen mindestens ein Dutzend. Auf einen 5 $\mu$ dicken Schnitt durch die Mitte eines solchen Melaniridosoms ließen sich meist sechs bis zehn Elemente zählen.

Alle diese Iridocyten bilden nun an den typischen Melaniridosomen eine Zellkapsel, welche in ihrem Inneren die centrale Pigmentmasse umschließt. Diese Zellkapsel besteht in der Hauptsache aus einer einfachen Lage von aneinandergefügten Iridocyten. Fig. 124 bis 129 und Fig. 133 der Taf. XVIII. Dieser einfachen Lage gesellen sich aber an den größeren Körpern an einer oder mehreren Stellen der Kapsel noch Iridocyten hinzu, so daß Wandungsteile der Kapsel aus zwei, in seltenen Fällen sogar drei Lagen von konzentrisch angeordneten Iridocyten bestehen; die zweite konzentrische Lage ist aber nicht vollständig. Vgl. in Fig. 124 und 128 den unteren und linken Teil, in Fig. 126 und 133 den unteren Teil der Kapsel.

Wie uns schon die Untersuchung der Flächenpräparate gezeigt hat, umschließt an den typischen Melaniridosomen die Zellkapsel des Iridosoms die Pigmentmasse des Melanophoren, ein Befund, welcher durch die Schnittserien vollauf bestätigt wird. In den Fig. 124—128 und 130—132 sehen wir, daß sich im Innern der Kapsel ein meist ansehnlicher Hohlraum befindet, welcher ganz von dem Melanophoren ausgefüllt wird. Dieser Hohlraum liegt meist genau im Centrum der Kapsel (Fig. 125—127, 130 und 131), bisweilen aber auch ein wenig exzentrisch, besonders wenn die Wandung der Zellkapsel einseitig zwei- oder (selten) mehrschichtig wird, Fig. 124, 128 und 132. Die Pigmentmasse sitzt der inneren, die Wandung des Hohlraumes bildenden Fläche der Iridocyten gewöhnlich dicht an; hier und da hat sie sich aber auch ein wenig davon retrahiert, jedenfalls infolge der Schrumpfung durch die Einwirkung der Reagentien, so daß ein schmaler Spalt zwischen Pigment und Wand entstanden ist; in Fig. 125 am rechten Rande des Pigmentes angedeutet. An der Innenwandung bleibt dabei gewöhnlich noch eine dünne Pigmentlage sitzen.

Wie die Fig. 124—128 und 130—133 illustrieren, gehen nun von

der centralen Pigmentmasse meist zahlreiche Pigmentarme aus, von denen in den Schnitten trotz der Dünnheit dieser Schnitte mehrere getroffen worden sind. Diese radiär zur Oberfläche des Körpers verlaufenden Pigmentarme sind verschieden dick und strahlen gewöhnlich nach allen Seiten des Körpers aus; sie können aber auch sehr dünn und membranartig schmal werden, wie in Fig. 127. Ihre Pigmentmasse füllt die von ihr eingenommenen Kanäle zwischen den Iridocyten und Iridocytengruppen der Kapsel vollständig aus. Nur wenn das Pigment sich zu einem centralen Klümpchen völlig retrahiert, werden die Kanäle frei und als solche sichtbar. Das ist z. B. der Fall in Fig. 125, in welcher oberhalb der vollständig im Innern zurückgezogenen Pigmentmasse zwei pigmentleere, breite Kanäle und unterhalb ein ebensolcher Kanal sichtbar sind; in die beiden oberen sind noch ganz kurze Fortsätze der Pigmentmasse eine kleine Strecke weit vorgeschoben. Vgl. auch den unteren Teil der Fig. 132. Man hat sich aber vorzustellen, daß sie ausgefüllt sind von dem nur pigmentfrei gewordenen Chromatophoren-Protoplasma. An diesen Präparaten ist auch zu erkennen, daß die Kanäle stets zwischen den Iridocyten und Iridocytengruppen der Kapsel verlaufen und niemals durch die Iridocyten selbst hindurchgehen. Dieses Verhalten ist auch an allen andern Schnittbildern der Taf. XVIII ersichtlich.

An der freien Oberfläche der Iridocyten angekommen, breitet sich die Pigmentmasse in den Schnitten unmittelbar an der Oberfläche des Körpers bogenförmig aus und fließt häufig mit der entgegenkommenden Pigmentmasse benachbarter Arme zusammen. Hierdurch entstehen in den Schnitten an der Oberfläche förmliche Pigmentarkaden, welche ringsherum die benachbarten, abgerundeten Iridocyten umgeben und einschließen. Die Iridocyten erscheinen dadurch als ringsherum vom Pigment eingerahmte, rundliche oder ovale, helle Felder und verleihen dem Schnittbilde ein höchst eigenartiges Aussehen. Vgl. Fig. 124, 126—128. Durch dieses Zusammenfließen benachbarter Pigmentmassen entsteht der oberflächliche Pigmentüberzug der Melaniridosomen, dessen Aussehen im Flächenbild in den früheren Kapiteln geschildert worden ist. Alle oben darüber gemachten Angaben werden also durch die Serienschnitte vollauf bestätigt. Wie oben beschrieben, ist dieser an der Oberfläche hinkriechende Pigmentüberzug oft sehr dünn. Das zeigt die bei Immersions-Vergrößerung gezeichnete Fig. 130 der Taf. XVIII, in welcher am linken und rechten Rande des Körpers ein feiner, meist nur aus einer Melaninkörnchenlage bestehender Pigmentüberzug zu erkennen ist. Vgl. auch den rechten

Rand der Fig. 128. In Fig. 126 der Taf. XVIII ist der Schnitt nicht durch die Mitte, sondern mehr durch die eine Oberfläche des höckerigen Melaniridosoms gefallen, so daß von einzelnen Iridocyten Teile der Oberfläche und des dieselben bedeckenden oberflächlichen Pigments vorliegen. Zwischen den Iridocyten quillt an mehreren Stellen das Pigment der Pigmentstrahlen hervor und breitet sich in einer dünnen Lage aus, deren einzelne Pigmentkörnchen an den im Schnitt mitgetroffenen Stellen deutlich zu unterscheiden sind.

Von den zahlreichen schmalen peripherischen Fortsätzen, in welche die Pigmentarme nach ihrem Austritt aus dem Iridosom zerfallen, und deren Verhalten in den früheren Kapiteln beschrieben wurde, ist in den dünnen Schnitten naturgemäß nur wenig mitgetroffen; am meisten ist davon noch in Fig. 124 zu sehen. Vgl. auch Fig. 130.

Auf Seite 473 der Einleitung dieser Abhandlung habe ich ausgeführt, daß meiner Ansicht nach, wenigstens für die Chromatophoren der Knochenfische, unzweifelhaft feststeht, daß der oft so auffällige Farbenwechsel der Knochenfische dadurch zustande kommt, daß die Pigmentkörnchen sich innerhalb der meist sternförmig ausgebreiteten, einzel liegenden Pigmentzellen durch Hin- und Herströmen verschieben, während die Zellen selbst mit allen ihren Fortsätzen liegen bleiben. Dieses Hin- und Herströmen der Pigmentkörnchen vollzieht sich in den Chromatophoren, wie ich gefunden habe, in präformierten, radiär angeordneten Kanälchen, worauf ich hier aber nicht näher eingehen will.

Auch für die Melanophoren unsrer Melaniridosomen muß man unzweifelhaft annehmen, daß die Melaninkörnchen in den unverändert bleibenden Protoplasmakörpern der Melanophoren aus- und einströmen, eine Anordnung der Pigmentkörnchen in radiären Reihen ist daher oft zu erkennen. Es sei erwähnt, daß es mir bis jetzt nicht gelungen ist, bei central zusammengeballtem Pigment das pigmentfrei gewordene Protoplasma der liegenbleibenden Fortsätze der Melanophoren in meinen Präparaten zu sehen oder durch Färbung zur Darstellung zu bringen. Der Nachweis dieser zarten Protoplasmaausbreitungen ist bekanntermaßen aber auch äußerst schwierig, und habe ich speziell darauf gerichtete Untersuchungen an diesem Objekt noch nicht angestellt. Nur die Chromatophoren-Kerne sah ich in den Schnittpräparaten einige Male aus dem Pigment frei in die helle Umgebung, das pigmentfrei gewordene Zellprotoplasma, vorragen.

Das Studium der Pigmentverteilung in den Melaniridosomen gibt zugleich auch Aufschluß über die mutmaßliche Funktion dieser Körper, welche wohl in erster Linie eine chromatische, die Haut-

färbung beeinflussende ist. Es leuchtet ein, daß die wechselnde Ausbreitnng des Melanophoren-Pigmentes den lebhaft irisierenden Metallglanz der Iridocytenvereinigungen auf das mannigfachste beeinflussen muß; insbesondere muß auch die oberflächliche Pigmentausbreitung den Metallglanz dieser Gebilde wesentlich dämpfen. Ich fasse daher diese Melaniridosomen als chromatische Organe der Fischhaut auf. Aus welchem Grunde die chromatischen Organe gerade bei diesem unscheinbar gefärbten, durchsichtigen, vorwiegend im Sande lebenden Teleostier so besonders zahlreich vorhanden und weit entwickelt sind, ist vor der Hand nicht zu entscheiden. Auch läßt sich zurzeit nicht erkennen, ob die Melaniridosomen hier noch andere Aufgaben zu erfüllen haben. Da ihnen Drüsenzellen vollständig fehlen, erscheint mir irgendeine Beziehung zu den einfachsten Formen der Leuchtorgane nicht ersichtlich.

Die dichte Pigmentmasse der centralen Melanophoren gestattet keinen Einblick in die innere Struktur dieser Pigmentzellen. Nur selten gelingt es an günstigen Stellen der Flächenpräparate, etwas von den Kernen und der Sphäre der Melanophoren zu sehen, besonders wenn die Guaninstäbchen noch erhalten sind. Vor allem wird dies unmöglich, wenn das Pigment sich centralwärts in die Höhlung des Melaniridosoms zurückgezogen hat (vgl. Taf. XV unten). Nur wenn das Pigment aus dem Innern ausgewandert und größtenteils in die Peripherie übergetreten ist, werden Einzelheiten im Flächenbilde erkennbar. So sind wohl die hellen Flecken im Centrum der Fig. 49*a*, 50*a* und 80 der Taf. XVI auf zwei peripher gelegene Kerne des Melanophoren zurückzuführen. Die helle Stelle in der Mitte der Pigmentausbreitung in den Fig. 66, 72 und besonders der Fig. 73 deuten wohl die Zellsphäre an. Die letztere wird in den Flächenpräparaten oft recht deutlich nach Auflösung des Guanins, wie die Fig. 106, 108, 109, 112 und 116 der Taf. XVII zeigen. In solchen Präparaten fällt die Sphäre sogar schon bei schwächerer Vergrößerung als feinster, nadelstichartiger, heller Punkt in der Mitte der centralen Pigmentmasse auf, wie mehrere Pigmentgerüste der Fig. 10 auf Taf. XV erkennen lassen. Auch in den Schnitten sieht man bisweilen die Sphäre, vgl. 124 auf Taf. XVIII. Die Sphäre ist mithin in den Melanophoren der Melaniridosomen ebenso vorhanden, wie in den gewöhnlichen, isolierten, dunklen Chromatophoren.

Auch die Kerne bekommt man in den Serienschnitten zu sehen, soweit sie nicht von dem Pigment verdeckt werden. So ist in Fig. 124 der Taf. XVIII in der Basis des linken unteren Pigmentarmes ein tingierter Kern zu unterscheiden. In Fig. 128 der Taf. XVIII sind

im Schnitt zwei Kerne mitgetroffen, von denen je einer am Fuße des rechten und linken unteren Pigmentstrahles im Pigmente sitzt.

Um nun völligen Aufschluß über Zahl, Größe und Form der Kerne der Melanophoren zu erhalten, habe ich das Pigment nach der von P. Mayer[1] angegebenen Methode gebleicht. Die aufgeklebten, von Paraffin befreiten Serienschnitte wurden unter 70%igem Alkohol den Chlordämpfen ausgesetzt, welche durch Aufgießen von Salzsäure auf chlorsaures Kalium entstehen. Der Bleichungsprozeß wird am besten unterbrochen, wenn das Pigment noch leicht gelblich gefärbt, also noch nicht vollständig gebleicht ist. Alsdann kann man noch die Ausdehnung des Pigmentkörpers erkennen, ohne daß die Kerne durch den letzteren verdeckt werden. Diese unvollständig gebleichten Präparate wurden mit Hämatoxylin bzw. Hämatoxylin-Eosin gefärbt und ergaben ganz ausgezeichnet übersichtliche Bilder.

Fig. 133 der Taf. XVIII stellt ein Melaniridosom aus einem solchen gebleichten Präparate dar. Die Iridocyten der Zellkapsel erscheinen ganz hell und zeigen ihren Kern, soweit er von den einzelnen Iridocyten mit in den Schnitt gefallen ist; in drei nur angeschnittenen Iridocyten ist er nicht mitgetroffen. Die Zellmembran der Iridocyten ist auch in diesen Präparaten besonders deutlich, so daß die einzelnen Iridocyten scharf konturiert und sehr deutlich voneinander abgegrenzt sind. Die ganze, sehr geräumige Höhlung der Zellkapsel sowie drei breite, davon gegen die Oberfläche ziehende Kanäle sind mit dem gebleichten, gelblichen Pigment erfüllt. Dieses letztere läßt in den Kanälen eine deutliche radiäre Streifung erkennen.

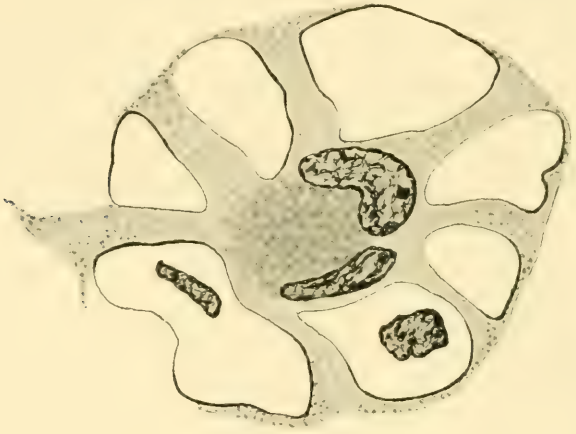
Im Innern der centralen Pigmentmasse liegen nun zwei ziemlich regelmäßig ovale Kerne dicht nebeneinander, welche durch ihre beträchtliche Größe auffallen, wenn man diese mit derjenigen der Iridocytenkerne und der gewöhnlichen Bindegewebskerne vergleicht. Ein ziemlich dichtes, sich stark färbendes Chromatingerüst läßt sie intensiv tingiert erscheinen.

Auch die Textfig. 1—7 sind bei starker Vergrößerung (Zeiss homogene Immersion 2,0 mm, Apert. 1,40, Compensationsocular 12, Vergr. etwa 1500) nach mit Chlor gebleichten und mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten gezeichnet. Die Iridocyten der Zellkapsel wurden als helle Felder angegeben und lassen ihre Membran als sehr deutliche dunkle Konturierung hervortreten; in vielen Iridocyten ist ihr Kern

[1] Vgl. über diese Methode auch K. W. Zimmermann, Studien über Pigmentzellen. I. Über die Anordnung des Archiplasmas in den Pigmentzellen der Knochenfische. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XLI. 1893.

mitgetroffen. Das gebleichte, noch eben gut sichtbare Pigment ist als graue Masse angedeutet.

Die Form der Melanophorenkerne der chromatischen Organe ist rundlich oder oval, ehr häufig aber auch unregelmäßig, langgestreckt oder mit Einkerbungen und Lappen versehen.



Textfig. 1.

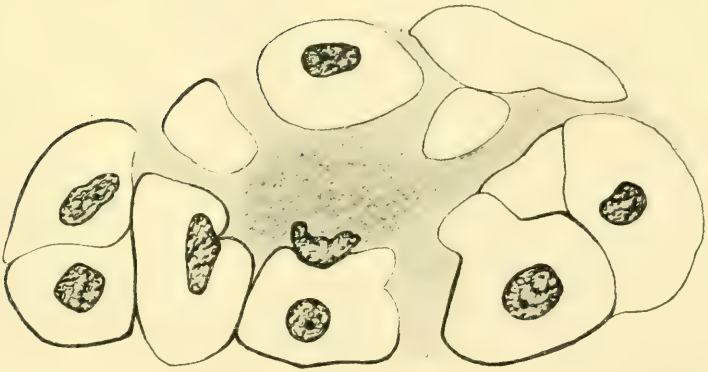
In bei weitem der Mehrzahl der Fälle habe ich in den Melanophoren der Melaniridosome zwei Kerne (Textfig. 1 und 2) angetroffen, seltener drei und nur einige wenige Male vier (Textfig. 3). Wenn in einem Schnitt kein Kern oder nur einer gesehen wurde (Textfig. 4—7), so wurden die zur Zweizahl fehlenden in den Nachbarschnitten gefunden. Es ist aber auch wohl möglich, daß bisweilen nur ein Kern angetroffen wird.

Textfig. 2.

Die Größe der Kerne ist, wie die zur Erläuterung der Kernverhältnisse beigefügten Textfig. 1—7 zeigen, meist eine beträchtliche und sehr auffällige, es können aber auch kleinere Kerne neben größeren vorkommen, wie die vier verschieden großen Kerne der Textfig. 3 dartun. Die Lage

dieser meist intensiv gefärbten Kerne ist verschieden. Meist liegen sie im Innern der centralen Pigmentmasse innerhalb der Höhlung der Zellkapsel; bisweilen dicht nebeneinander (Textfig. 1), nicht selten aber auch weit voneinander abgerückt.

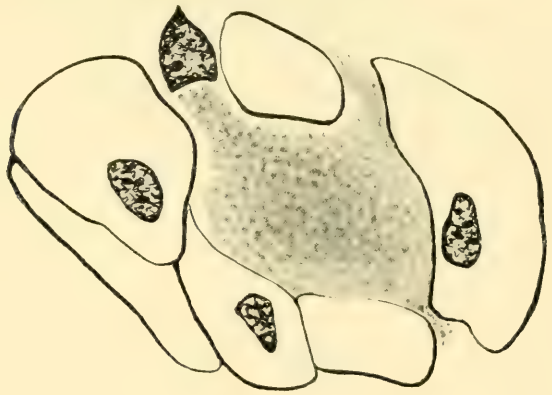
Textfig. 3.



Textfig. 4.

Es kommt nun häufig vor, daß ein oder beide Kerne das Innere verlassen und durch die Pigmentkanäle gegen und an die Oberfläche des Körpers gelangen. In Textfig. 5 ist der in diesem Schnitt nur einfache, granatenartige Kern durch den Pigmentkanal an die Oberfläche des Körpers gerückt, steckt aber noch in dem Pigmentkanal.

In Textfig. 6 und 7 ist der merkwürdig langgestreckte Kern bandartig ausgezogen und ragt mit dem einen Ende aus einem Pigmentkanal an der freien Oberfläche vor, während das andere Ende noch im Innern der centralen Höhle steckt. Der zwischen den beiden verdickten Enden befindliche Teil ist stark verdünnt, besonders in Textfig. 7. Ein sehr eigenartiges Bild zeigt auch der eine der beiden Kerne in Textfig. 2. Während Form und Größe des einen Kernes nichts besonderes darbieten, ist der zweite Kern zwerchsackartig ausgezogen; das stark verdünnte, fadenartige Mittelstück des Kernes liegt der nach innen vorspringenden Kante eines Iridocyten dicht angedrückt an, während die beiden ausgezogenen Enden des Kernes neben dem Iridocyten je in einen Pigmentkanal nach außen hineinragen. Es macht den Ein-



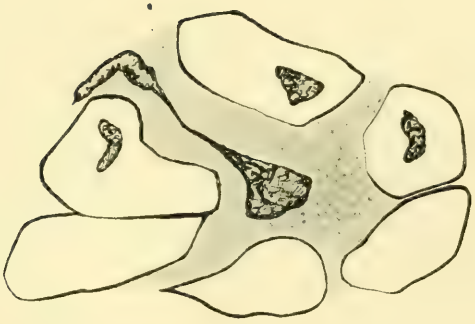
Textfig. 5.

druck, daß der längliche Kern auf die Kante des Iridocyten geraten ist und durch eine centrifugale, im Innern der Pigmentmasse herrschende Strömung zwerchsackartig ausgezogen und mit den Enden in die benachbarten Pigmentkanäle hineingedrängt ist, eine Erscheinung, wie sie ähnlich bei Beobachtung des Blutkreislaufes beobachtet wird, wenn sich ein rotes Blutkörperchen am vorspringenden Teilungswinkel eines kleinen Gefäßes festgesetzt hat und durch den Blutstrom zwerchsackartig in die beiden Blutgefäße hinein ausgezogen wird. Dieser Kern, sowie die Kernbilder der Textfig. 6 und 7, deuten auf die centrifugal gerichteten Pigmentströmungen hin. Einige Male sah ich auch, daß ein Kern zum Teil frei aus der zusammengeballten Pigmentmasse hervorragte, wie oben schon erwähnt wurde.

In das Innere der Melaniridosomen scheinen auch zarte Binde-

gewebsbündel einzudringen und sich den Zellhüllen der einzelnen Iridosomen dicht anzulagern. Ich sah nämlich bei Untersuchung der Schnitte mit Immersion, daß hier und da punktförmige Verdickungen der scharfen Begrenzung der Iridocyten auftraten, die sich mit der

Textfig. 6.



Textfig. 7.

Mikrometerschraube in schmale, feine, gebogene Fasern verfolgen ließen, welche den Zellmembranen der Iridocyten dicht anlagern. Diese feinen Fasern wurden sowohl zwischen den aneinander lagernden Iridocyten angetroffen, als besonders auch an ihrer Innenfläche in der Begrenzung der großen, centralen Pigmenthöhle. Deutlich erkennbar wurden diese an sich spärlichen Fasern nur bei starker Hämatoxylinfärbung und besonders nach Pikrofuchsintinktion nach dem VAN GIESONschen Verfahren. Die zarten Fasern erschienen in diesen letzteren Präparaten leuchtend rot, wie auch die Bindegewebsfasern der Um-

gebung, waren aber durchaus nicht an jedem Melaniridosom nachweisbar. Besonders deutlich wurden sie in den mit Chlor gebleichten Schnitten, wenn diese nach der VAN GIESONschen Methode gefärbt wurden.

Die Melaniridosomen sind nun in das Bindegewebe des Coriums eingelagert, ohne daß dieses um sie herum eine besondere Bindegewebshülle bildet; von einer eigentlichen Bindegewebskapsel ist daher nichts zu erkennen. Wohl aber zieht sich der Körper, wahrscheinlich infolge von Schrumpfung, bisweilen etwas von dem Bindegewebe zurück, sodaß zwischen ihm und dem Bindegewebe ein schmaler Spaltraum entsteht, und der Rand des Bindegewebes schärfer begrenzt hervortritt; auch können die Bindegewebsbündel hier und da in der Nachbarschaft etwas dichter sein. Eine eigentliche Bindegewebskapsel wird auch schon durch die zahlreichen, zwischen den Bindegewebsbündeln vordringenden Fortsätze des Melanophoren ausgeschlossen.

Wohl aber sind spärliche, zarte, protoplasmaarme Bindegewebszellen der Oberfläche der Melaniridosome regelmäßig angelagert, deren meist abgeplatteter Kern sehr deutlich hervortritt, während ihr Protoplasmakörper in den Schnitten nur schwer sichtbar ist. In den Fig. 124 bis 128, 131 und 133 der Taf. XVIII, sind diese vereinzelten, dicht angelagerten Kerne zu erkennen. Die oberflächlichen Bindegewebszellen können sich auch in seltenen Fällen in die Furchen zwischen den halbkugelig vorspringenden Iridocyten etwas tiefer einlagern, vgl. Fig. 133 am rechten Rande. Mehrere Male habe ich in der Nachbarschaft der Melaniridosome auch besonders große Kerne angetroffen.

Fast immer liegen in der nächsten Nähe der Körper Gefäßdurchschnitte; bisweilen können kleine Gefäße sich auch ein wenig in das Melaniridosom hineinschieben.

#### 4. Übergangsformen und abweichende Formen der Melaniridosomen.

Über die Art und Weise, wie die typischen, kompliziert gebauten Melaniridosomen durch Zusammenlagerung der Elemente allmählich entstehen, gaben Präparate wertvollen Aufschluß, welche ich z. B. von einem 7—8 cm langen Exemplare von *Trachinus vipera* erhielt, und die in den Fig. 87—100 der Taf. XVII dargestellt sind.

Die Pigmentmasse der Melanophoren ist in diesen Figuren zu einem centralen Klümpchen zusammengeballt; nur in Fig. 87, 88 und 99 (unten) sind noch Pigmentkörnchen in den peripherischen Fortsätzen liegen geblieben. Die Iridocyten sind zum großen Teil noch isoliert oder zu lockeren Gruppen zusammengelagert. In Fig. 92 liegt ein Pigment-

klümpchen noch völlig für sich in der Nähe zweier aneinandergereihter Iridocyten. In Fig. 89 und 91 (links) hat sich der Melanophor schon zwischen zwei Iridocyten begeben. In Fig. 90 ist er zwischen drei Iridocyten eingezwängt. In den Fig. 91 (rechts), 93, 94, 99 und 100 befindet er sich schon in der Mitte einer Gruppe von vier und mehr Iridocyten. Diese Iridocyten liegen aber zum größten Teil noch locker nebeneinander, so daß ihre Abgrenzungen als schmale, helle Linien deutlich sind. Vielleicht sind diese auch dadurch hier so deutlich geworden, weil sich das Pigment aus ihnen ganz zurückgezogen hat. Der Melanophor scheint an diesen Gruppen noch oberflächlich zu liegen, so daß die Pigmenträndер rings herum scharf begrenzt hervortreten. In den Fig. 88, 95, 96—98, besonders in letzterer Figur, ist aber schon, wenigstens teilweise, eine Einsenkung des Pigmentkörpers zwischen die mehr zusammengeschlossenen Iridocyten erfolgt; infolgedessen ist das Pigment schon zum Teil von Iridocytenmasse umlagert und nicht mehr scharf abzugrenzen. Fig. 98. Wir haben hier also alle Stadien des Iridocytenzusammenschlusses und der Einsenkung der Melanophoren in die Masse des Iridosoms vor uns. Wenn sich nun die Iridocyten noch enger zu einem kugeligen Körper vereinigen und der Melanophor sich noch mehr in die Mitte dieses Körpers einsenkt, entsteht schließlich das typische, oben beschriebene Melaniridosom mit centraler Pigmentmasse und der von den Iridocyten gebildeten Zellkapsel. Auch die Fig. 39, 44, 63, 64, 68, 72 und 81 der Taf. XVI weisen noch mehr oberflächlich gelagerte Melanophoren auf, während sich die Iridocyten schon zu einem kompakten Iridosom zusammengeschlossen haben. Nur in Fig. 44 und 63 sind die Iridocyten noch locker aneinandergereiht; in Fig. 44 strahlen die Pigmentfortsätze nach einer benachbarten Iridocytengruppe aus, um sich an ihr auszubreiten. Auch in den Fig. 17—19*a* und *b* scheint der Melanophor noch eine mehr oberflächliche Lage zu besitzen, wie besonders die Untersuchung bei auffallendem Licht (Fig. 17*b*—19*b*) erkennen läßt.

Verbindungen benachbarter Melaniridosome durch eine von Iridocyten gebildete Brücke (Fig. 40, 41 und 69 der Taf. XVI) werden bisweilen beobachtet.

Fig. 129 der Taf. XVIII führt einen Schnitt durch ein Melaniridosom mit ganz oberflächlich gelegenem Melanocyten vor. Man sieht fünf dicht nebeneinander gelagerte, aber deutlich voneinander abgrenzbare Iridocyten, welche eine nach oben offene, flache Mulde bilden, die von dem Melanophoren ausgefüllt wird. In der Pigmentmasse, von welcher zahlreiche, parallel der Coriumoberfläche verlaufende Fortsätze

ausstrahlen, ist eine hellere, wohl der Sphäre entsprechende Stelle sichtbar. Eine stärkere Vertiefung der Mulde würde allmählich zur Ausbildung der centralen Höhlung des Iridosoms und damit eines typischen Melaniridosoms führen.

Eine weitere Abweichung besteht darin, daß sich ein Mißverhältnis zwischen Melanophor und Iridosom ausgebildet hat insofern, als ein großer Melanophor mit einem nur kleinen Iridosom oberflächlich vereinigt ist. Umgekehrt ist dagegen nur selten ein Mißverhältnis festzustellen, da in einem großen Iridosom fast immer auch ein entsprechend großer Melanophor angetroffen wird. Als Ausnahme vgl. in Fig. 63 der Taf. XVI die kleine, oberflächlich an einer großen Iridocytengruppe gelegene Pigmentzelle.

In Fig. 68 der Taf. XVI liegt ein relativ großer Melanophor einem kleinen Iridocyten in seitlichem Kontakt ganz oberflächlich an, jedenfalls der einfachste Fall der Zusammenlagerung. In Fig. 67 steht eine schön ausgebreitete, dunkle Pigmentzelle mit einer anscheinend nur von zwei Iridocyten gebildeten kleinen Gruppe in oberflächlichem Kontakt. Dies wird an der Grenze der gelbbraunen Flecken, der Fig. 66—69 entnommen sind, häufiger beobachtet.

In Fig. 60 ist dieses Mißverhältnis schon geringer geworden, da das kugelige Iridosom schon größer ist und dem Melanophoren nur wenig an Masse nachgibt. Der Melanophor liegt aber noch ganz oberflächlich der einen Seite des Iridosoms an und beginnt, dasselbe rings zu umfließen. Solche Bildungen, welche ein spinnenartiges Aussehen darbieten, werden hier und da beobachtet. Wird in solchen Kombinationen das Guanin aufgelöst, so erhält man Bilder, wie in Fig. 117 der Taf. XVII. Das hier kleinere Iridosom ist seitlich von der Pigmentzelle umflossen und erscheint nach Auflösung der Guaninstäbchen als helle, seitliche, große Lücke der Pigmentausbreitung. In Fig. 116 hat sich der Melanophor oberflächlich einem wohl mehr flachen Iridosom aufgelagert, von welchem man aber nur rechts und links eine dunkle Pigmentbegrenzung sieht, welche dadurch hervorgerufen wird, daß der Melanophor einen Teil seiner Unterlage mit einem dünnen Pigmentüberzug versehen hat.

Diese Beispiele mögen genügen, um auch die große Mannigfaltigkeit der abweichenden Formen zu illustrieren.

Schließlich sei noch bemerkt, daß ich in den zahlreichen Schnitten auch durch die Haut der kleineren Exemplare niemals deutliche Mitosen in den Pigmentzellen angetroffen habe. Dagegen fand ich nicht selten kleinere Melanophoren mit sehr geringem Pigmentgehalt und sehr zarten

Pigmentfortsätzen ohne zentrale Pigmentscheibe. Diese Farbstoffzellen, welche isoliert und auch schon in Anlagerung an kleine Iridocytengruppen angetroffen wurden, waren oft so zart und pigmentarm, daß sie in ihren Ausläufern nur schwer zu verfolgen waren.

Fig. 84 auf Taf. XVII führt einen solchen blassen Melanocyten vor, welcher schon in Kontakt mit einer Gruppe mehr unregelmäßiger Iridocyten getreten ist; die zarten, nur wenige Melaninkörnchen enthaltenden Fortsätze lassen sich kaum von den Iridocyten abgrenzen. In der Mitte ist eine Andeutung der Sphäre. Ich habe Melanophoren angetroffen, welche noch pigmentärmer waren, als der gezeichnete. Es macht fast den Eindruck, als ob die Melanophoren aus anfangs pigmentfreien Zellen dadurch hervorgehen, daß die Melaninkörnchen im Protoplasma gebildet werden, anfangs spärlich und dann immer reichlicher. Die Fig. 85 und 86 der Taf. XVII demonstrieren zwei schon in Verbindung mit Iridosomen getretene Pigmentzellen, in welchen das Pigment schon reichlicher, als in Fig. 84, geworden ist; ihre relativ spärlichen Zellfortsätze müssen aber im Vergleich mit den gewöhnlichen Melanophoren auch noch als pigmentarm bezeichnet werden und erscheinen noch wenig gefärbt.

### III. Chromatophoren und Chromatophorenkombinationen der tiefen Hautschicht, Stratum argenteum.

Auch in der tiefen Iridocytenschicht des Coriums, dem Stratum argenteum, kommen bei *Trachinus vipera* zahlreiche Melaniridosomen vor, aber nur auf dem Rücken von Rumpf und Kopf.

An der Bauchseite und auch in den unteren Seitenteilen bildet das Argenteum eine dünne zusammenhängende Lage flächenhaft aneinandergefügter, mehr unregelmäßiger, platter Iridocyten mit langen, stäbchenförmigen, flächenhaft ausgebreiteten Guaninkörpern. Dieser Schicht sind in Abständen Melanophoren angelagert, welche sich durch viele, sehr lange und feine Fortsätze auszeichnen und weiter nichts Besonderes darbieten. Melanophoren kommen ja in der Fischhaut für gewöhnlich in der Nähe der Iridocytenmembran vor, so daß die Frage nahe liegt, ob ihre Funktion lediglich eine chromatische ist.

An der Rückenseite ändert sich nun die Anordnung der platten Iridocyten der tiefen Schicht derart, daß diese Streifen bilden, welche häufig netzig miteinander in Verbindung treten. Fig. 123 der Taf. XVII stellt ein Stück des dorsalen Argenteum mit den platten Iridocytensträngen dar. Wie die flachen, dünnen, unregelmäßig gestalteten Iridocyten sich aneinanderlagern und die Stränge bilden, erkennen wir

in den bei stärkerer Vergrößerung (Leitz Obj. 7, Ocul. 3) gezeichneten Fig. 120—122. Mit diesen Iridocytensträngen treten nun flache Melanophoren in Verbindung und bilden mit ihnen eigenartige Melaniridosomen. Dies geschieht dadurch, daß sich platte Iridocyten in dünner Schichtung konzentrisch um den Melanophoren herumlagern und ihn mehr oder weniger überdecken. In den Fig. 121 u. 122 (unten) ist diese Schichtung noch gering, beträchtlicher wird sie dagegen in den Fig. 119, 120 und 122 (oben). Man erkennt hier mehrere konzentrische Ringe, welche den Rändern der zirkulär angeordneten, flachen Iridocyten entsprechen und welche die centrale Pigmentmasse des Melanophoren umgeben und zum Teil überlagern. So entstehen mehr oder weniger kreisförmige (Fig. 119 und 120 links) oder mehr längliche oder etwas unregelmäßige, scheibenförmig platte Melaniridosome, welche sich auch durch ihr mehr gelbliches Aussehen und größeren Glanz von den einfachen Iridocyten unterscheiden. Für die Ausdehnungszustände des Pigments in diesen Chromatophorenkombinationen gilt dasselbe, was für die Pigmentfortsätze der oberflächlichen Melaniridosomen in dem früheren Kapitel gesagt ist. In Fig. 123 ist das Pigment der Melanophoren meist ganz zu einer flachen, kleinen Scheibe retrahiert, ebenso in Fig. 121. Bei auffallendem Licht zeichnen sich diese Pigmentstellen meist durch bläulichen Glanz aus. In Fig. 122 unten beginnt das Pigment in die Fortsätze hineinzuwandern. In Fig. 122 oben und besonders in den drei Körpern der Fig. 119 und 120 ist das Pigment in den Fortsätzen maximal ausgebreitet. Man sieht dabei, daß platte Fortsätze auch zwischen den konzentrischen Iridocytenringen hervorkommen, zum Beweise, daß der Melanophor auch hier mehr oder weniger von den Iridocyten überlagert wird.

## IV. Literaturbesprechung.

In der Einleitung auf Seite 475 habe ich bereits erwähnt, daß von den von mir oben beschriebenen, kompliziert gebauten, vielzelligen chromatischen Organen bis jetzt nicht das Geringste bekannt war, und daß von Literaturangaben über Zusammenlagerung von Chromatophoren bei Knochenfischen nur kurze, fast gleichzeitig erschienene Mitteilungen von Heincke und Pouchet in Betracht kommen.

Beide Autoren erwähnen, daß sie in engster Anlagerung an einen Iridocyten (Heincke) oder einen Haufen von Guaninkörperchen (Pouchet) einen dunklen Chromatophor angetroffen haben.

Die beiden Literaturangaben lauten folgendermaßen.

Heincke[1] führt bei seiner anschaulichen, fesselnden Schilderung des Farbenwechsels und seiner Ursachen bei *Syngnathus* und *Gobius Ruthensparri* auch die »mit metallisch schimmernden Flitterchen angefüllten Chromatophoren« auf, welche in den sattelförmigen Flecken, an der Oberfläche des Kopfes und der Bauchfläche von *Gobius Ruthensparri* angehäuft sind und »im gewöhnlichen ausgedehnten Zustande miteinander verschmelzend ein zusammenhängendes Maschenwerk« bilden. »Die meisten dieser Chromatophoren scheinen in ihrer Mitte schwarzes oder gelbes Pigment zu enthalten. Möglich ist auch, daß diese centralen Pigmentmassen den Chromatophoren nur auflagern; der richtige Sachverhalt konnte noch nicht festgestellt werden.«

Pouchets[2] Angaben, welche sich in seiner großen, preisgekrönten, an trefflichen Beobachtungen reichen Schrift: »Des changements de coloration sous l'influence des Nerfs« vorfinden, sind die folgenden.

Auf Seite 48 dieser Schrift, in welcher der Autor auch die bereits in seinen früheren Abhandlungen mitgeteilten Resultate nochmals zusammenfaßt, heißt es: «On peut observer, chez certaines espèces, des chromoblastes à pigment brun et des iridocytes rapprochés au point de paraître ne former qu'un seul élément, comme si les granulations mélaniques d'une part et les corps irisants de l'autre étaient des dépendances d'un seul et même corps cellulaire. Mais ce sont là de simples apparences ou tout au plus un nouvel exemple de gémination cellulaire comme celui que nous avons signalisé chez le crangon pour les chromoblastes jaunes et violets. Il est fréquent de trouver des iridocytes et des chromoblastes ainsi rapprochés jusqu'à paraître se confondre, sur les nageoires abdominales de la scorpène.»

Von *Trachinus draco* sagt schließlich Pouchet noch l. c. S. 49 und 50: «La vive (*Trachinus draco*) porte sur le flanc de longues bandes d'un bleu violacé brillant assez analogue à celui des élytres de l'*Hoplia coerulea*. La même nuance est encore plus accusée sur la mâchoire presque tout entière. Quand on examine celle-ci de près (nous supposons l'épithélium enlevé par l'acide chlorhydrique), on aperçoit d'espace en espace de petits points brillant d'un vif éclat argenté sur le fond qui est d'un ton bleuâtre extrêmement doux. On découvre tout

[1] Fr. Heincke, Bemerkungen über den Farbenwechsel einiger Fische. Schriften des naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein. Bd. I. Hft. 3. Kiel 1876. S. 263.

[2] G. Pouchet, Des changements de coloration sous l'influence des nerfs. Journal de l'anatomie et de la physiologie norm. et pathol. de l'homme et des animaux. T. XII. Nr. 1 u. 2. Paris 1876.

d'abord par le microscope que chacun de ces points éclatants répond à un grand chromoblaste noir, mais celui-ci ne peut pas évidemment engendrer la coloration qui nous occupe.»

«Au niveau des grands chromoblastes noirs qui répondent à chaque point brillant, on trouve un iridocyte modifié, ou plutôt (la structure cellulaire n'est pas reconnaissable ici) un amas de corps irisants serrés les uns contre les autres. Ils sont ovoides ou irrégulièrement polyédriques, à contours fortement accentués et mesurent 1 sur $1^1/_2\,\mu$. Ces amas sont circulaires. On peut voir à différentes places des groupes pareils non accompagnés de chromoblastes, et réciproquement des chromoblastes isolés, mais c'est toujours leur union qui forme les points brillants sur la mâchoire du poisson.»

Es sei bemerkt, daß Pouchet als »Corps irisants« die Guaninkörperchen in den Iridocyten bezeichnet, wenn er auch die schon früher ven Barreswil (1861) und Voit (1863) festgestellte chemische Natur dieser Körperchen und ihre Zusammensetzung aus Guanin nirgends erwähnt.

Auch die der Pouchetschen Abhandlung beigefügten Abbildungen zeigen in den Fig. 1, 2 und 3 der Taf. II nur ganz oberflächliche Anlagerungen von dunklen Chromatophoren an einzelne Iridocyten oder an Anhäufungen von Guaninkörperchen.

Diese einfachen Anlagerungen von Melanophoren an Iridocyten sind nun nichts Außergewöhnliches, finden sich vielmehr ganz allgemein verbreitet bei den Knochenfischen vor. Man kann sagen, daß dort, wo Iridocyten in größerer, flächenhafter Ausbreitung liegen, in ihrer unmittelbaren Nähe meist auch Melanophoren in wechselnder Anzahl vorhanden sind. Das gilt besonders für das Stratum argenteum der Haut, aber auch für Iridocytenmembranen innerhalb der Körpers, z. B. im Peritonaeum. Dabei können Fortsätze der Melanophoren auch zwischen den Iridocyten auf die andre Seite der Membran gelangen und sich dort ausbreiten, wie Emery und K. W. Zimmermann[1] für die großen Pigmentzellen im Bauchfelle von *Fierasfer acus* beschrieben haben. K. W. Zimmermann[1] schildert die Ausbreitung dieser Pigmentzellen folgendermaßen l. c. Seite 382: »Zu den zierlichsten und zugleich größten Pigmentzellen gehören unstreitig diejenigen im Bauchfell von *Fierasfer acus*. Kann ihr Durchmesser doch die Größe eines Millimeters erreichen! Diese Zellen sind bereits von Emery in seiner

[1] K. W. Zimmermann, Studien über Pigmentzellen. I. Über die Anordnung des Archiplasmas in den Pigmentzellen der Knochenfische. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XLI. 1893.

Monographie über *Fierasfer* beschrieben und abgebildet worden. Der Vollständigkeit halber will ich sie hier noch einmal kurz beschreiben. Betrachtet man bei schwacher Vergrößerung das Bauchfell von der Außenseite, so glaubt man auf einem durch zahlreiche und dicht stehende Guaninblättchen wie Silber glänzenden Untergrunde Gruppen von Pigmentzellen zu sehen, welche einen Kranz bilden und deren Ausläufer so angeordnet sind, daß die größten derselben peripher stehen und sich auf große Strecken hin ausdehnen, während die kleineren Ausläufer gegen das Centrum der Gruppe und auch seitlich sich erstrecken. Ganz in der Mitte einer jeden scheinbaren Zellgruppe sieht man bei durchfallendem Licht eine Trübung, als ob etwas Dunkles durchschimmere. Dreht man nun das Bauchfell um, so sieht man, daß die Trübung durch eine große braunschwarze Pigmentzelle mit scheinbar ganz kurzen Ausläufern bedingt wird. Sieht man genauer hin, so bemerkt man, daß die Ausläufer in die Guaninzellschicht eindringen. Durch Vergleich der Befunde auf der inneren und äußeren Seite des Bauchfelles erkennt man bald, daß die vermeintlichen Zellgruppen weiter nichts sind als die Endausbreitungen der durch die guaninhaltige Schicht gestreckten Ausläufer einer einzigen Zelle.«

Daß diesen an Iridocytenmembranen verbreiteten Melanophoren ausschließlich eine chromatische, den Silberglanz dämpfende und modifizierende Funktion zukommt, ist nicht sehr wahrscheinlich, besonders wenn diese Membranen innerhalb des Körpers, wie bei *Fierasfer*, liegen; es muß dahingestellt bleiben, ob sie noch andre Aufgaben zu erfüllen haben.

Münster i. W., im Juli 1912.

## Erklärung der Abbildungen.

### Vorbemerkungen.

Alle Photogramme und Zeichnungen wurden nach in Kanadabalsam eingeschlossenen mikroskopischen Präparaten der Haut von *Trachinus vipera* Cuv. angefertigt. Die Figuren der Taf. XIV—XVII stammen von abpräparierten Hautstücken, welche der Fläche nach ausgebreitet und ungefärbt in Balsam eingeschlossen wurden. Die Länge der Fische betrug 6—13 cm.

Ursprünglich waren die Figuren der drei Tafeln XV, XVI und XVII auf fünf Tafeln verteilt und zum Teil in ihrer gegenseitigen natürlichen Zusammenlagerung gezeichnet. Mit Rücksicht auf die Herstellungskosten mußten aber die Figuren auf drei Tafeln zusammengefaßt werden. In Folge dessen sind manche

Abbildungen etwas aus der Reihenfolge gekommen und dadurch schwerer auffindbar. Um ihre Auffindung auf den Tafeln zu erleichtern, habe ich, wo es mir nötig erschien, in der Figurenerklärung hinter der Figurenzahl einen kurzen Vermerk z. B. rechts oben, links unten usw. hinzugefügt.

## Tafel XIV.

Vier Photogramme.

Fig. 1. Hautstück von der rechten Seite etwa aus der Mitte des Rumpfes aus der Nähe der dorsalen Medianlinie bis oberhalb der Seitenlinie. Vergr. 13.

Fig. 2. Hautstück aus der Gegend oberhalb und unterhalb der Seitenlinie in der Mitte des Rumpfes; die Seitenlinie erscheint als heller von rechts nach links durch die Mitte des Präparates gehender Streifen. Rechts unten sind noch Reste des Stratum argenteum erhalten. Vergr. 13.

Fig. 3. Der rechte obere Teil der Fig. 1 bei etwas stärkerer Vergrößerung (25fach); oben zwei Riesenmelanophoren.

Fig. 4. Melaniridosomen mit wenig ausgebreitetem Pigment, dazwischen Iridocyten und Iridosomen. Man sieht, wie an manche Iridosomen Pigmentstrahlen der großen Melaniridosomen herangehen. Vergr. 70.

## Tafel XV.

Fig. 5—10. Übersichtsbilder der oberflächlich im Corium gelegenen Pigmentkörper, bei schwacher Vergrößerung aus der Haut mehrerer, verschieden großer Exemplare von *Trachinus vipera*. Fig. 5—7 entsprechen nach Zahl und Anordnung der chromatischen Organe und der Chromatophoren genau den Präparaten. Das Gleiche gilt auch im allgemeinen für die Fig. 8—10 mit den Einschränkung, daß hier mehrere besonders charakteristische Formen von verschiedenen Stellen desselben Präparates hinzugefügt wurden. Vergrößerung bei allen Figuren dieser Tafel 102fach (Leitz Obj. 3, Ocul. 3, Tubus ganz ausgezogen).

Fig. 5. Melaniridosomen mit centralwärts völlig zurückgezogenem Pigment der Melanophoren; dazwischen Iridosome, z. T. mit reihenweise aneinander gefügten Iridocyten. Da sich das Pigment bei den Melaniridosomen in das Innere der mit Guaninstäbchen erfüllten Iridosomen zurückgezogen hat, tritt es meist nicht scharf begrenzt hervor. Von einem 10—11 cm langen Exemplar. 80% Alkohol.

Fig. 6. Das Pigment des Melanophoren beginnt sich auszubreiten, tritt aber außerhalb der Körper erst an wenigen und nur auf kurze Strecken hervor. In den durchsichtigeren Melaniridosomen sieht man das Pigment innerhalb der Radiärkanäle radspeichenartig ausgebreitet liegen. Zwischen den Melaniridosomen vereinzelte Iridocyten und Iridosomen. Von einem 9cm langen Exemplar. Eisessig-Sublimat. 70% Alkohol.

Fig. 7. Das Pigment der Melanophoren beginnt in zahlreichen, meist feinen, strahlenförmigen Fortsätzen in die Umgebung vorzudringen, die Fortsätze sind aber noch kurz. Dadurch, daß das Pigment anfängt, sich auch an der Oberfläche der Melaniridosomen auszubreiten, werden die letzteren dunkel und undurchsichtig. Zwischen den Melaniridosomen zahlreiche Iridocyten und Iridosomen. Von einem 13 cm langen Exemplar, nach kurzem Aufenthalt in 8%iger Formollösung.

Fig. 8 u. 9. Das Pigment der Melanophoren hat sich in zahlreichen radiären Fortsätzen hauptsächlich parallel der Hautoberfläche mehr oder weniger vollständig ausgebreitet und erscheint in manchen Melaniridosomen fast ganz aus dem Körper ausgewandert. Zugleich hat das Pigment mehr oder weniger die Oberfläche der vereinigten Iridocystenmasse umflossen, so daß die Körper, so weit sie durchsichtiger geworden sind, eine deutliche bräunliche Färbung erhalten haben und äußere Begrenzungen in Form scharfer, dunkler Randlinien zeigen. Fig. 8 von einem 13 cm langen Exemplar nach kurzer Behandlung mit 8%iger Formollösung. Fig. 9 von einem 9 cm langen Exemplar; Eisessig-Sublimat, 70%iger Alkohol.

Fig. 10. Von einem 10—11 cm langen Exemplar, dessen Guaninkörperchen infolge Monate langen Aufenthaltes in 5%iger Formollösung in allen Iridocyten völlig aufgelöst waren. Die Iridocyten erscheinen daher als helle Stellen, so daß die vorher (vergl. Fig. 6—9) dunklen Körper völlig durchsichtig geworden sind, und die Pigmentverteilung in und an ihnen äußerst deutlich hervortritt; die Pigmentmasse sieht fast so aus, wie ein Gerüst oder ein Skelet der Körper. Schon bei dieser schwachen Vergrößerung erkennt man die oft zahlreichen radiären Äste der centralen Pigmentmasse, die Zerfaserung derselben in radiäre Strahlen beim Austritt aus dem Körper und die oft kapselartig erscheinende Umhüllung der äußeren Oberfläche der Iridocyten mit einer dünnen Pigmentschicht. Dadurch gewinnen diese höchst auffälligen Bilder eine gewisse äußere Ähnlichkeit mit skeletführenden Protozoen, etwa Foraminiferen.

Fig. 11—34. Melaniridosomen mit central in das Innere zurückgezogenem oder nur wenig an der Oberfläche hervorgetretenem, dunklem Pigment.

Alle diese Figuren sind bei der gleichen 450fachen Vergrößerung (Leitz Obj. 7, Ocul. 3) gezeichnet.

Die mit *a* bezeichneten und die nur mit der einfachen Figurenzahl versehenen Figuren sind bei durchfallendem Licht, die mit *b* bezeichneten Figuren sowie die Fig. 20—22 bei auffallendem Licht (nach Abblendung des Mikroskopspiegels) gezeichnet. Bei Untersuchung mit durchfallendem Licht schimmert die centrale, von den Iridocyten umschlossene Pigmentmasse meist undeutlich durch; die von dunklem Pigment freien Teile der Iridocyten lassen die Guaninstäbchen als Punktierung und am Rande als Strichelung erkennen. Bei Untersuchung mit auffallendem Licht ist nur die an der Oberfläche befindliche, aus dem Körper herausgetretene Pigmentmasse deutlich und hebt sich sehr scharf ab; die das Licht reflektierenden Guaninstäbchen sind nicht zu sehen.

Fig. 11*a* u. *b*, (unten links). Melaniridosom mit zu einer centralen Kugel in das Innere des Körpers zurückgezogenem Pigment; *a* bei durchfallendem Licht, *b* bei auffallendem Licht. Man sieht in *b* fünf plastisch sehr schön hervortretende Iridocyten, das von ihnen umschlossene centrale Pigment schimmert bläulich durch. Im Bereich der bläulichen Stelle dringen die Spitzen mehrerer Pigmentstrahlen zwischen den Iridocyten hervor und grenzen sich bei auffallendem Licht sehr scharf ab, soweit sie aus dem Körper frei hervorgetreten sind.

Fig. 12*a* u. *b*. Melaniridosom, *a* bei durchfallendem, *b* bei auffallendem Licht. Die Pigmentmasse des Melanophoren hat sich zu einer centralen Kugel in das Innere des Körpers zurückgezogen. Bei Untersuchung mit auffallendem Licht schimmert die Pigmentmasse bläulich durch; nur die Spitze eines einzigen Pigmentstrahles liegt noch außen und hebt sich sehr scharf von der Oberfläche des Körpers ab.

Fig. 13*a* u. *b*. Melaniridosom bei durchfallendem (*a*) und bei auffallendem (*b*) Licht; der größte Teil des Pigmentes liegt (*b*) an der Oberfläche des Iridosoms.

Fig. 14*a* u. *b*. Ein kleines Melaniridosom mit einem in der Nähe liegenden isolierten Iridocyten, *a* bei durchfallendem Licht; die centrale Pigmentmasse scheint als dunkelbraune Stelle durch, von ihr ragt nur ein einziger kurzer Fortsatz gegen den Iridocyten hin frei hervor. *b* bei auffallendem Licht; von der centralen Pigmentmasse ist nur der kleine, an der Oberfläche frei hervorragende Fortsatz sichtbar.

Fig. 15. Melaniridosom, *a* bei durchfallendem, *b* bei auffallendem Licht. Bei durchfallendem Licht scheint die centrale Pigmentmasse undeutlich durch. Bei auffallendem Licht sind nur an zwei Stellen an der Oberfläche hervortretende Pigmentmassen zu erkennen.

Fig. 16—19. Vier Melaniridosomen, *a* bei durchfallendem Licht. Bei auffallendem Licht (*b*) erscheinen die Teile des Melanophoren scharf begrenzt, welche frei an der Oberfläche des Körpers liegen. In Fig. 17—19 ist es ein großer, rosettenartig sich ausbreitender Teil der Pigmentmasse, in Fig. 16 sind es nur mehrere stumpfe Fortsätze, während die Hauptmasse des Pigments von den Iridocyten umschlossen wird und bläulich durchschimmert.

Fig. 20—22. Drei Melaniridosomen bei auffallendem Licht. Die von den plastisch hervortretenden Iridocyten umschlossene, central gelegene Pigmentmasse verursacht ein bläuliches Feld, in dessen Nachbarschaft an zahlreichen Stellen kurze Pigmentstrahlen zwischen den Iridocyten hervorragen.

Fig. 23. Größeres Melaniridosom mit einem kugelrunden Iridocyten rechts in der Nachbarschaft, *a* bei durchfallendem, *b* bei auffallendem Licht. In letzterer Figur (*b*) sieht man nur die Spitzen einiger Pigmentstrahlen zwischen den Iridocyten an der freien Oberfläche hervorragen, während die übrige Pigmentmasse im Innern des Körpers verborgen ist. Der ganze Körper erschien bei auffallendem Licht bläulich.

Fig. 24 ein kleineres Melaniridosom, *a* bei durchfallendem, *b* bei auffallendem Licht, wie Fig. 23.

Fig. 25. Ein von drei Iridocyten gebildetes Iridosom; die Abgrenzung der Iridocyten ist noch sehr deutlich.

Fig. 26—28. Drei verschieden große Melaniridosomen bei durchfallendem Licht. Die von den Iridocyten umgebene centrale Pigmentmasse scheint undeutlich durch. Die von ihr zwischen den Iridocyten hindurchdringenden radiären Äste beginnen, sich an der freien Oberfläche in Pigmentstrahlen zu zerlegen.

Fig. 29. Ein aus mehreren aneinander gereihten Iridocyten bestehendes längliches, leicht S-förmig gebogenes Iridosom.

Fig. 30, 32 und 33. Drei Melaniridosomen bei durchfallendem Lich mit centraler Pigmentmasse und eben an die Oberfläche zwischen den Iridocyten vordringen den Pigmentstrahlen.

Fig. 31. Ein aus zwei zusammengelagerten Iridocyten bestehendes kleines Iridosom.

Fig. 34. Melaniridosom mit centraler Pigmentmasse und zahlreichen an die Oberfläche des Körpers vordringenden Pigmentstrahlen, welche sich bei ihrem Austritt zum Teil in zahlreiche feine Pigmentfortsätze zerlegen; der untere Rand ist frei von dunklem Pigment. Untersuchung bei durchfallendem Licht.

## Tafel XVI.

Fig. 35—82. Melaniridosomen mit an der Oberfläche und in den peripherischen Fortsätzen mehr oder weniger ausgeströmten Pigmentkörnchen. Alle Figuren der Tafel sind bei der gleichen, 450fachen Vergrößerung (Leitz Obj. 7, Ocul. 3) gezeichnet.

Die mit *a* bezeichneten und die nur mit der einfachen Figurenzahl versehenen Figuren sind bei durchfallendem Licht, die mit *b* bezeichneten Figuren sowie die Fig. 56 und 57 bei auffallendem Licht (nach Abblendung des Mikroskopspiegels) gezeichnet. Bei Untersuchung mit durchfallendem Licht schimmert die centrale, von den Iridocyten umschlossene Pigmentmasse meist undeutlich durch; die von dunklem Pigment freien Teile der Iridocyten lassen die Guaninstäbchen als Punktierung und am Rande als Strichelung erkennen. Bei Untersuchung mit auffallendem Licht ist nur die an der Oberfläche befindliche, aus dem Körper herausgetretene Pigmentmasse deutlich und hebt sich sehr scharf ab; die das Licht reflektierenden Guaninstäbchen sind nicht zu sehen.

Fig. 35*a* u. *b*. Ein größeres Melaniridosom bei durchfallendem (*a*) und bei auffallendem (*b*) Licht. Von der im Innern des Körpers gelegenen centralen Pigmentmasse dringen zahlreiche Strahlen zwischen den Iridocyten an die Oberfläche. Bei auffallendem Licht (*b*) heben sich die aus dem Körper hervorgetretenen, geteilten Pigmentarme sehr scharf ab. Nach oben ist ein wohl von zwei Iridocyten gebildeter, länglicher Körper gelegen, an dessem Grunde hauptsächlich die Pigmentstrahlen hervorfließen. In der Mitte des länglichen Körpers, jedenfalls zwischen zwei Iridocyten, kommt ein weiterer Pigmentstrahl hervor, der sich an der Oberfläche des Körpers in dünner Lage ausbreitet (*b*).

Fig. 36. Melaniridosom (bei durchfallendem Licht) mit längeren, sich verästelnden, freien Pigmentfortsätzen, welche hauptsächlich an der Basis eines nach oben vorragenden, halbkugeligen Iridocyten hervortreten. Am rechten Rande des Körpers liegen zwei nur erst in lockerem Zusammenhang mit dem Melaniridosom stehende Iridocyten, welche aber zum Teil schon von der Pigmentmasse des Körpers umflossen sind. Infolge der Pigmentumfließung tritt die Begrenzung des Körpers als scharfer, dunkler Rand streckenweise sehr deutlich hervor.

Fig. 37*a* u. *b*. Kleineres Melaniridosom mit einem frei hervorstehenden, noch ganz pigmentfreien Iridocyten, *a* bei durchfallendem Licht und *b* bei auffallendem Licht. Bei durchfallendem Licht scheint die centrale Pigmentmasse des Melanophoren dunkel durch. Bei auffallendem Licht (*b*) sieht man von dem Pigment nur die Spitzen von drei an der Oberfläche des Körpers vorragenden Pigmentstrahlen.

Fig. 38 und 39. Zwei kleinere Iridosomen mit je einem Melanophoren, bei durchfallendem Licht; in Fig. 38 ist der Melanophor zum Teil zwischen die wenigen Iridocyten eingelagert, und schimmert die eingelagerte Partie verschwommen dunkelbraun durch. In Fig. 39 scheint der kleine Melanophor dem Iridosom nur äußerlich angelagert zu sein.

Fig. 40 und 41 (41 links oben). Je zwei durch eine Iridosomenbrücke miteinander verbundene Melaniridosomen bei durchfallendem Licht. In Fig. 40 ist die Pigmentmasse des Melanophoren in das Innere des Körpers eingelagert, und ragen nur einige Pigmentfortsätze an der Oberfläche frei hervor. In

Fig. 41 scheinen die hier auch kleineren Melanophoren mehr an der Oberfläche gelagert zu sein.

Fig. 42. Kleineres Melaniridosom mit centraler Pigmentmasse. In seiner Umgebung sind noch Pigmentreste liegen geblieben. Am Rande ist dem Körper ein kugeliger Iridocyt angelagert. Gegen diesen Iridocyten strahlt ein förmlicher Kranz von Pigmentfortsätzen aus, der aus dem Melaniridosom hervorkommt.

Fig. 43. Ein kleineres Melaniridosom, an welchem sich bei durchfallendem Licht deutlich sechs kugelige Iridocyten unterscheiden lassen, zwischen welchen Pigmentstrahlen hervorbrechen. In folge der Pigmentumfließung treten die Ränder der Iridocyten zum Teil dunkel und scharf konturiert hervor.

Fig. 44. Ein kleines Melaniridosom mit einem größtenteils wohl oberflächlich gelegenen Melanophor, welcher zahlreiche radiäre, schmale Pigmentäste entsendet. Die Pigmentäste greifen zum Teil auf zwei ganz in der Nähe gelegene, noch isolierte Iridocyten über und setzen sich mit deren Oberfläche in Verbindung, so daß es fast aussieht, als sollten diese Iridocyten durch die Pigmentstrahlen zu dem Körper herangezogen werden.

Fig. 45*a* und *b*. Das Melaniridosom (*a*) erscheint, wie diejenigen der Fig. 46*a*—50*a*, bräunlich, weil das Pigment den größten Teil der Oberfläche mit dünnen Fortsätzen bedeckt, wie Fig. 45*b* bei Untersuchung mit auffallendem Licht zeigt; vgl. auch Fig. 46*b*—50*b*.

Fig. 46*a* u. *b*. Besonders großes, mehr konzentrisch geschichtetes Melaniridosom; der obere Teil der Iridocytenmasse ist pigmentfrei geblieben. Rechts liegen zwei zusammenhängende, etwas unregelmäßig gestaltete Iridocyten.

Fig. 47*a* u. *b*. Besonders großes, stark höckeriges Melaniridosom. In Fig. 47*b* erkennt man, daß zahlreiche dünne Pigmentstrahlen zwischen den Iridocyten vom Körper ab ausstrahlen, zuvor aber der Oberfläche der Iridocyten auf größere Strecken dicht angelagert sind. Am oberen und unteren Ende des Melaniridosoms befindet sich ganz in der Nähe je ein Iridocyt bzw. kleineres Iridosom, welche beide von den benachbarten Pigmentstrahlen erreicht und zum Teil umflossen werden.

Fig. 48*a* u. *b*. Die obere Iridocytenmasse des Körpers ist von Pigment frei geblieben. In Fig. 48*b* erscheint der größte Teil der convexen Oberfläche der übrigen Iridocyten von zahlreichen dünnen Pigmentfortsätzen umflossen.

Fig. 49*a* u. *b*. Stark höckeriges Melaniridosom. Besonders deutlich ist in Fig. 49*b* die zwischen den Iridocytenkugeln hervorquellende, ihre convexe freie Oberfläche überziehende, zwischen den Iridocytenrändern zum Teil zusammenfließende Pigmentmasse. Die beiden hellen Flecken in der dunklen Pigmentmasse entsprechen jedenfalls den beiden Kernen des Melanocyten.

Fig. 50*a* u. *b*. Die beiden hellen Stellen in der dunklen Pigmentmasse entsprechen wohl den beiden Kernen des Melanophoren. In Fig. 50*b* sieht man, besonders am linken Rande des Melaniridosoms, wie die Pigmentfortsätze die Iridocyten kelchartig umfließen.

Fig. 51. Fast ganz mit expandiertem Pigment bedecktes und daher dunkelbraun erscheinendes Melaniridosom, dessen centrale Pigmentmasse und innere Pigmentstrahlen durchschimmern; infolge des Pigmentüberzuges erscheinen die Ränder der Iridocyten schwarzbraun konturiert. Oberhalb des Körpers befindet sich ein aus zwei Iridocyten bestehendes, kleines Iridosom, dessen zwei Kerne als helle Stellen in der Mitte der Iridocyten sichtbar sind.

Fig. 52, (links Mitte). Biskuitartig gestaltetes Melaniridosom, bei durchfallendem Licht gezeichnet. Die Pigmentmassen strahlen hauptsächlich an drei Stellen in die Fortsätze aus; die eine Stelle ähnelt einem Krater. Oberhalb des Körpers liegt ein einfacher, rundlicher Iridocyt, dessen Kern als heller centraler Fleck deutlich ist.

Fig. 53—55 (53 rechts oben am Rande, 54 und 55 links am Rande unter der Mitte). Verschieden gestaltete Melaniridosomen bei durchfallendem Licht. In Fig. 53 ist die untere Iridocytenmasse frei von Pigment geblieben. Im oberen Teil der Fig. 55 quillt das Pigment aus einer kraterförmigen Öffnung hervor.

Fig. 56. Dreiteiliges Melaniridosom, bei auffallendem Licht gezeichnet. Die Pigmentfortsätze dringen zwischen den Iridocyten hervor und umfließen die kugeligen Iridocyten, indem sie ihrer Oberfläche dicht angedrückt sind. Die Iridocyten stecken daher in der zerschlissenen Pigmenthülle wie eine Blütenknospe in ihrem Kelch, was besonders an dem rechts gelegenen Iridocyten auffällig wird.

Fig. 57. Größeres, mit zahlreichen halbkugeligen Iridocytenvorsprüngen ringsherum besetztes Melaniridosom, bei auffallendem Licht. Das Pigment ist zwischen den Iridocyten hervorgeflossen und bedeckt zum Teil kelchartig die convexe Oberfläche der Iridocyten, zum Teil erfüllt es die zahlreichen radiär ausstrahlenden, langen, schmalen Fortsätze des Melanophoren. Zwischen den Iridocytenrändern ist die Pigmentmasse an der Oberfläche zum Teil zusammengeflossen. Die an der convexen Oberfläche der Iridocyten ausgebreiteten dunklen Pigmentmassen sind mit dieser Deutlichkeit nur bei Untersuchung vermittelst auffallenden Lichtes zu erkennen, vgl. Fig. 56 und Fig. 45*b*—50*b*.

Fig. 58 und 59. Zwei Melaniridosomen mit an der Oberfläche und in den Fortsätzen ausgeströmtem Pigment. Die Ränder der mit Pigmentüberzug versehenen Iridocyten erscheinen mehr oder weniger breit schwarzbraun konturiert. Bei durchfallendem Licht gezeichnet.

Fig. 60. Einfache Zusammenlagerung eines Melanophoren mit einem kleinen kugeligen Iridosom, von spinnenartigem Aussehen. Der Melanophor umgibt nur äußerlich die eine Seite des Iridosoms. Untersuchung bei durchfallendem Licht.

Fig. 61 und 62 (61 oben Mitte in der Nähe des Randes, 62 oberhalb der Mitte der linken Tafelhälfte). Zwei kleinere, bei durchfallendem Licht gezeichnete Melaniridosomen mit an der Oberfläche und in den Fortsätzen ausgebreitetem Pigment. Die Form der Iridosome ist einfach, mehr flach und wenig gegliedert. In Fig. 62 ist das Pigment fast ganz aus dem Centrum an die Oberfläche und in die Fortsätze gewandert, so daß der mittlere Teil des Körpers aufgehellt ist.

Fig. 63—65 (63 und 65 an der Mitte des rechten Randes, 64 rechts oben). Einfachere Formen der Zusammenlagerung von Melanophoren mit Iridosomen, bei durchfallendem Licht gezeichnet. In Fig. 63 hat sich ein kleiner, schmetterlingartig ausgebreiteter Melanophor ganz oberflächlich an das eine Ende einer nur locker zusammenhängenden Iridocytengruppe aufgelagert. In Fig. 64 ist diese Anlagerung schon inniger, die Iridocyten haben sich auch schon zu einem Iridosom zusammengeschlossen. In Fig. 65 ist die Pigmentmasse des Melanophoren schon in das Innere eines kleineren Iridsoms eingedrungen, so daß das letztere infolge des durchschimmernden Pigments schwärzlich erscheint; die zum Teil in Fortsätzen ausgebreitete Hauptmasse des Pigmentes befindet sich aber noch an der einen Seite des Iridosoms; mit letzterem hängt eine Kette platter

Iridocyten zusammen. Auch links von dem Körper befindet sich ein unregelmäßig gebogenes Iridosom, dessen Elemente nicht voneinander abgegrenzt werden können, falls es überhaupt von mehr als einem Iridocyten gebildet wird.

Fig. 66—70 (unterer Rand der linken Tafelhälfte). Fünf Melaniridosomen aus der Grenze der gelbbraunen Hautflecken.

Fig. 66. Die Pigmentmasse strahlt in zahlreichen langen, zum Teil verzweigten Fortsätzen von der Mitte eines großen, mehr flachen Iridosoms aus.

Fig. 67. Der sternförmige Melanophor ist in Kontakt mit zwei Iridocyten bzw. kleineren Iridosomen, welche er zum Teil bedeckt und überfließt. Die Iridocyten bzw. Iridosomen sind im Vergleich mit dem Melanophor nur klein.

Fig. 68. Ein sternförmiger Melanophor liegt seitlich einem rundlichen kleinen Iridocyten an und überzieht ihn zum Teil mit seinen Pigmentfortsätzen. Die Größendifferenzen zwischen dem kleinen Iridocyten und dem großen Melanophoren sind hier noch beträchtlicher als in der vorigen Figur.

Fig. 69 u. 70. Zwei sternförmige Melanophoren, welche zweien, etwas unregelmäßig geformten, kleineren Iridosomen anscheinend nur äußerlich aufliegen. Die Iridosomen setzen sich durch je einen Fortsatz miteinander in Verbindung.

Fig. 71. Von einem sternförmigen Melanophoren umflossenes Iridosom. Die Pigmentmasse ist fast ganz aus der Mitte abgeflossen und umgibt die Oberfläche des Iridosoms nur in dünner Lage.

Fig. 72 (Mitte der rechten Tafelhälfte). Kleines Melaniridosom mit mehr oberflächlich gelagertem, sternförmigem Melanophor; in letzterem ist eine deutliche centrale »Sphäre« zu erkennen.

Fig. 73. Melaniridosom mit in langen Fortsätzen radiär ausstrahlendem Pigment; in der Mitte der centralen Pigmentmasse eine sehr deutliche punktförmige helle »Sphäre«.

Fig. 74. Semmelförmiges Melaniridosom. Die Pigmentmasse liegt zwischen den beiden Semmelhälften des Iridosoms und strahlt von hier in zahlreichen radiären Fortsätzen aus. Die Oberfläche der beiden Semmelhälften ist mit einer Pigmentlage bedeckt, so daß die Ränder der beiden Hälften breit dunkelbraun konturiert sind.

Fig. 75—77. Drei kleinere Melaniridosomen. Rechts unterhalb der Fig. 76 befindet sich ein isolierter, etwas länglicher Iridocyt. Die Oberfläche der Iridosome ist mit Pigment überzogen, so daß sie stark gebräunt erscheinen und scharfe dunkle Ränder besitzen. Fig. 75 ähnelt Fig. 71.

Fig. 78 und 79 (rechts unten). Zwei Melaniridosome mit mehr flachen, kuchenartigen Iridosomen; die letzteren sind infolge des Pigmentüberzuges stark gebräunt und mit dunklen Konturen versehen. Neben jedem Melaniridosom befindet sich ein Iridocyt. Während dieser bei Fig. 79 isoliert liegt, wird er bei Fig. 78 von zwei breiteren Pigmentstrahlen zum Teil überflossen, so daß der dem Melaniridosom zugewandte Rand des Iridocyten sehr deutlich dunkelbraun konturiert erscheint.

Fig. 80 (rechts unten). Größeres Melaniridosom, dessen Pigmentmasse zum größten Teil in die zahlreichen peripherischen Fortsätze des Melanophoren übergegangen ist. Nur an der Oberfläche des Iridosoms ist ein dünner Pigmentüberzug zurückgeblieben, in welchem sich zwei Kerne als ovale helle Flecken kundgeben; in dem einen Pigmentfortsatz links eine kleine Vacuole.

Fig. 81 und 82, (81 links unten, 82 rechts unten). Zwei kleinere Melaniridosomen. Aus dem Innern der Iridosomen schimmert noch dunkle Pigmentmasse durch, welche im übrigen in zahlreiche Fortsätze übergetreten ist und auch die Oberfläche der Iridosomen bedeckt, so daß diese bräunlich aussehen und eine dunkle Begrenzung besitzen.

## Tafel XVII.

Fig. 83. Melaniridosom, dessen Pigment die Oberfläche des mehr flachen Iridosoms bedeckt und in zahlreiche peripherische Fortsätze ausgestrahlt ist. Untersuchung bei durchfallendem Licht. Vergrößerung wie auf Tafel XVI.

Fig. 84. Vereinigung eines sehr pigmentarmen Melanophoren mit einer Gruppe zusammenliegender unregelmäßiger Iridocyten. Die Pigmentzelle mit ihren Fortsätzen ist so blaß, zart und pigmentarm, daß sie kaum von den Iridocyten abgegrenzt werden kann.

Fig. 85 u. 86. Zwei kleinere Melaniridosomen, deren Melanophor gleichfalls noch pigmentarm ist.

Fig. 87—100. Isolierte Iridocyten und zu Iridosomen gruppenweise und locker vereinigte Iridocyten mit zugehörigen Melanophoren. Die Figuren führen Bildungsstadien der Melaniridosomen vor. In den meisten Figuren ist das Pigment zu einer centralen kleinen Kugel vollständig zusammengeballt. In Fig. 87 und 88 finden sich auch in den Fortsätzen noch Melaninkörnchen. In Fig. 88 ist in zahlreichen Fortsätzen Pigment außerhalb des Melaniridosoms liegen geblieben, scheinbar außer Zusammenhang mit den centralen Enden der Fortsätze. In den Fig. 89 (unten), 90, 92 und 91 (links) liegt die kleine Pigmentmasse des Melanophoren einfach neben oder lose zwischen den Iridocyten. Auch in den Fig. 91 (rechts), 93, 94, 99 (oben) und 100 scheint sie noch wenig von den Iridocyten bedeckt zu sein. In den Fig. 95—98, besonders in letzterer, ist die Pigmentmasse dagegen schon mehr von den vereinigten Iridocyten umschlossen, so daß sie zum Teil nur undeutlich durchschimmert. Die Figuren stammen von einem 7—8 cm langen Exemplar von *Trachinus vipera*.

Die Fig. 101—118 stellen Melaniridosome aus der oberflächlichen Hautschicht im Flächenbild dar nach vollständiger Auflösung des Guanins, die Fig. 119—123 solche mit erhaltenem Guanin aus dem Stratum argenteum.

Die Fig. 101—122 wurden bei 450facher Vergrößerung (Leitz, Obj. 7, Ocul. 3), Fig. 123 bei 102facher Vergrößerung (Leitz, Obj. 3, Ocul. 3, Tubus ganz ausgezogen) gezeichnet.

Die Fig. 101—118 sind nach Präparaten abgebildet, welche von *Trachinus*-Exemplaren stammen, die mehrere Monate lang in mehrmals erneuerter 4—10%iger Formollösung gelegen hatten. Durch den Säuregehalt der Formollösung sind sämtliche Guaninstäbchen in allen Iridocyten und Iridosomen aufgelöst, so daß die letzteren als ganz helle, durchsichtige Stellen erscheinen. Von den Melaniridosomen tritt daher optisch nur das Pigmentgerüst, gewissermaßen als Pigmentskelet des Körpers, hervor und ist jetzt in allen Einzelheiten genau zu erkennen. Die in einer optischen Ebene gelegenen Pigmentmassen sind dunkel und scharf gezeichnet, die in andern optischen Ebenen darüber oder darunter gelegenen Pigmentausbreitungen sind heller und weniger scharf gehalten.

Fig. 101—103. Drei kleinere Melaniridosomen mit central zusammengeballtem Pigment. Die äußere Grenze der aufgehellten Iridosome ist noch

als feine Konturlinie zu erkennen. Man sieht die zahlreichen, mehr oder weniger breiten Pigmentstrahlen, welche zwischen den Iridocyten nur bis zu deren Oberfläche vordringen.

Fig. 104—107. Melanophoren mit dickem centralem Pigment, von welchem zahlreiche, mehr oder weniger dicke Pigmentarme radiär ausgehen. An der freien Oberfläche des Melaniridosoms zerfällt jeder Pigmentarm in meist zahlreiche, feine, divergierende Pigmentfortsätze. Die freie Oberfläche der Iridocyten wird durch die gebogenen, von Pigmentstrahl zu Pigmentstrahl ziehenden Pigmentlinien bezeichnet, welch letztere dem Pigmentüberzuge der Iridocyten entsprechen. In Fig. 107 sind diese gebogenen Pigmentlinien besonders vollständig. In Fig. 105 ist in der dichten centralen Pigmentmasse ein heller Sphärenfleck zu sehen.

Fig. 108. Das Pigment ist an diesem Melanophoren ganz aus der Mitte in die peripherischen Fortsätze gewandert; der centrale helle Sphärenfleck und die davon ausgehende Pigmentstrahlung treten deutlich hervor.

Fig. 109. Ein besonders regelmäßig strukturierter Melanophor. Die centrale Pigmentmasse ist völlig in die Pigmentstrahlen und die peripherischen Fortsätze gewandert, so daß die Mitte als heller centraler Fleck auffällt. Man erkennt 1) die zahlreichen nach allen Richtungen verlaufenden Pigmentstrahlen innerhalb des Melaniridosoms; 2) den büschelförmigen Zerfall der Pigmentstrahlen an der freien Oberfläche des Körpers in zahlreiche feine Pigmentfortsätze und 3) die an der freien Oberfläche der Iridocyten kreisförmig verlaufenden, dem Pigmentüberzuge entsprechenden Pigmentlinien.

Fig. 110. Melanophor mit dicker centraler Pigmentmasse und mehreren büschelförmig zerfallenden Pigmentstrahlen.

Fig. 111. Sehr unregelmäßig verteilte Pigmentmasse. Die gebogenen dunklen Linien begrenzen die vom Pigment umflossenen Iridocyten des Melaniridosoms.

Fig. 112. Melanophor mit centraler Pigmentmasse und wenigen breiten Pigmentstrahlen, die sich etwas unregelmäßig in peripherische Fortsätze zerlegen. Unten links hat eine breite Pigmentmasse einen Iridocyten des Körpers ringsherum umflossen.

Fig. 113. Melaniridosom mit zahlreichen Pigmentfortsätzen und einem anscheinend nur aus zwei aneinander liegenden Iridocyten bestehendem Iridosom. Die beiden von dem Pigment umflossenen und daher dunkel konturierten Iridocyten erscheinen in dem Pigmentkörper als helle Kammern. Die Hauptmasse des Pigments liegt der rechten Seite der Iridocyten äußerlich an.

Fig. 114. Großes, durch Vereinigung zahlreicher Iridocyten entstandenes Melaniridosom bei mittlerer Einstellung. Man erkennt die breite centrale Pigmentmasse und sechs davon radiär ausgehende, verschieden dicke Pigmentstrahlen, welche an der freien Oberfläche des Körpers durch bogenförmige, schmale Pigmentmassen miteinander vereinigt sind. Hierdurch werden bei dieser Einstellung die durchsichtigen Iridocyten vollständig von Pigment umgeben und erscheinen zwischen den Pigmentstrahlen im Präparat als sechs abgerundete, helle Kammern, durch welche der tiefer gelegene Pigmentüberzug der Unterfläche durchschimmert. Die Pigmentstrahlen zerlegen sich an der freien Oberfläche des Körpers wieder in Büschel schmaler Pigmentfortsätze.

Fig. 115. Großes, mehr unregelmäßiges Melaniridosom mit in zahlreichen Fortsätzen weithin ausgebreitetem Pigment, bei mittlerer Einstellung. Das Pigment ist fast ganz aus dem Innern des Körpers ausgewandert. Die von dem Pigment im Innern und oberflächlich umflossenen Iridocyten und Iridocytengruppen erscheinen als größere, helle, an der Oberfläche durch Pigmentlinien scharf begrenzte Kammern, durch welche das Oberflächenpigment der Unterseite hindurchschimmert.

Fig. 116. Mehr an der Oberfläche eines Iridosoms ausgebreiteter Melanophor, dessen Pigment aus dem Centrum der Pigmentzelle in die zahlreichen peripherischen Fortsätze gewandert ist, so daß das Centrum als große, helle Scheibe erscheint. Das Iridosom, dem die Pigmentzelle oberflächlich aufliegt, ist rechts und links durch eine schmale, aber deutliche, kreisförmige Pigmentlinie angedeutet.

Fig. 117. Ein Melanophor hat ein kleines Iridosom mit seinen Fortsätzen umflossen, wie die helle, ovale Lücke der Pigmentmasse zeigt; im übrigen liegt der Melanophor frei im Bindegewebe.

Fig. 118. Das Pigment ist aus dem Centrum des Melanophoren in die peripherischen Fortsätze gewandert und bedeckt das Iridosom mehr oberflächlich.

Fig. 119—123 (rechts unten) stellen Melaniridosomen der tiefen Iridocytenschicht im Bereich des Stratum argenteum des Rückens des Fisches dar.

Fig. 119 u. 120. Drei Melaniridosomen des Argenteum vom Rücken des Fisches; in Fig. 120 werden die beiden Körper durch einen doppelten, von Iridocyten gebilden Streifen miteinander verbunden. Das Pigment strahlt in zahlreichen, schmalen, radiären Fortsätzen von dem dunklen Centrum über die Begrenzung des Melaniridosoms hinaus aus. Die konzentrische Schichtung der platten Iridocyten um den Melanophor herum ist sehr deutlich.

Fig. 121 stellt ein Melaniridosom mit zusammengeballtem Pigment und konzentrischer Schichtung der Iridocyten dar.

Fig. 122. Zwei Melaniridosome des Argenteum an den beiden Enden eines von vielen aneinander gelagerten, platten Iridocyten gebildeten Streifens des Argenteums. Das Pigment beginnt, sich in zahlreichen radiären, dünnen Fortsätzen auszubreiten. Die konzentrische Schichtung der platten Iridocyten um den Melanophoren herum ist besonders an dem oberen Körper sehr ausgeprägt.

Fig. 123 ist ein Übersichtsbild bei schwächerer Vergrößerung (Leitz, Obj. 3, Ocul. 3, Tubus ausgezogen) und zeigt die in Streifen angeordneten, platten Iridocyten. Die verschieden großen Melanophoren haben an dieser Stelle fast alle ihr Pigment zu einer kreisrunden Scheibe zusammengezogen, um welche flache Iridocyten konzentrisch zu einem platten Melaniridosom zusammengelagert sind.

## Tafel XVIII.

Schnittbilder von Melaniridosomen.

Fig. 124—129 sind bei 600facher Vergrößerung (Leitz, Obj. 7, Ocul. 3, Tubus ausgezogen) gezeichnet. Fixierung mit Eisessig (5%)-Sublimatlösung, Färbung mit Hansenschem Hämatoxylin. In den Fig. 124 und 126—129 ist die vom Epithel befreite Oberfläche der Grenzschicht des Coriums nach oben gerichtet; man sieht, daß die Melaniridosomen dicht unter der Oberfläche des Coriums gelagert sind. In allen Iridocyten und Iridosomen sind die Guaninstäbchen

sämtlich aufgelöst, so daß das Protoplasma der Iridocyten gleichmäßig hell und durchsichtig erscheint.

Fig. 124. Schnitt durch die Mitte eines größeren Melaniridosoms. Die ansehnliche centrale Pigmentmasse zeigt eine centrale, hellere, wohl der Sphäre entsprechende Stelle und links in der Basis eines Pigmentarmes einen Kern. Die Pigmentmasse wird in diesem Schnitt von im ganzen zehn Iridocyten umschlossen, die zum Teil in doppelter konzentrischer Lage angeordnet, und deren Zellgrenzen sehr deutlich sind; in fünf Iridocyten ist der Kern mitgetroffen. Von der centralen Pigmentmasse strahlen sieben zwischen den Iridocyten verlaufende Pigmentarme nach oben, nach den Seiten, aber auch nach unten aus, indem sie an der freien Oberfläche zum Teil in Büschel von Fortsätzen zerfallen. An der Oberfläche der Iridocyten fließen mehrere obere Pigmentarme mit breiten Pigmentstreifen bogenförmig zusammen, so daß diese Iridocyten im Schnitt ringsherum von dem Pigment umgeben sind. Unterhalb des Melaniridosomen und rechts davon ist je ein Iridosom getroffen; in dem einen davon sind zwei, in dem andern drei Iridocytenkerne sichtbar.

Fig. 125. Etwas abgeplattetes Melaniridosom, dessen Längsachse parallel der Oberfläche des Coriums gestellt war. Das Pigment hat sich vollständig in das Innere des Körpers zurückgezogen und wird ringsherum von sechs verschieden großen, deutlich voneinander abgegrenzten Iridocyten umschlossen; in fünf Iridocyten ist je ein Kern gefärbt. Oben sind zwischen den Iridocyten zwei, unten ein breiter, an die Oberfläche führender Kanal sichtbar, in welche das centrale Pigment ein wenig vorragt.

Fig. 126. Größeres Melaniridosom mit centralem Pigment. Der Schnitt ist nicht durch die Mitte, sondern mehr durch die Oberfläche des Körpers gefallen, so daß von einzelnen Iridocyten Teile der Oberfläche und des dieselbe bedeckenden, oberflächlichen Pigmentes vorliegen. Zwischen den Iridocyten quillt an mehreren Stellen das Pigment der Pigmentstrahlen hervor. Im ganzen lassen sich im Schnitt sieben Iridocyten abgrenzen; in dem einen Iridocyt scheinen ausnahmsweise zwei Kerne zu liegen.

Fig. 127. Kleines Melaniridosom mit centraler Pigmentmasse und zahlreichen, davon ausstrahlenden, verschieden dicken Pigmentarmen, welche zwischen den Iridocyten zur Oberfläche des Körpers vordringen und die Iridocyten zum Teil verdecken. Nur in zwei Iridocyten ist je ein Kern sichtbar.

Fig. 128. Schnitt durch ein größeres Melaniridosom. Große centrale Pigmentmasse mit fünf zwischen den Iridocyten vordringenden, radiären Pigmentarmen, die an der Oberfläche zum Teil die Iridocyten umfließen. An der Basis der beiden unteren Pigmentarme ist im Pigment je ein tingierter Kern erkennbar. Man kann zehn Iridocyten im Schnitt unterscheiden mit im Ganzen sechs tingierten Kernen. Rechts unten neben dem Melaniridosom ein Gefäßdurchschnitt.

Fig. 129. Melaniridosom mit oberflächlicher Lage des Melanophoren. Man sieht fünf dicht nebeneinander gelagerte, aber deutlich voneinander abgegrenzte Iridocyten, welche eine nach oben offene, flache Mulde bilden, die von dem Melanophoren ausgefüllt wird. In der Pigmentmasse, von der zahlreiche, parallel der Coriumoberfläche verlaufende Fortsätze ausstrahlen, ist eine hellere, wohl der Sphäre entsprechende Stelle sichtbar.

Fig. 130—132. Durchschnitte durch drei Melaniridosome mit noch erhaltenen Guaninstäbchen, bei 1500facher Vergrößerung (Zeiss homogene Immer-

sion 2 mm, Ap. 1,40, Compensationsocular 12). Der Längsdurchmesser der drei Körper war parallel der Oberfläche des Coriums gerichtet. Die Guaninstäbchen sind an der Oberfläche der Iridocyten radiär zur Oberfläche der Zellen angeordnet, sodaß die peripherische Schicht der Iridocyten sehr deutlich radiär gestreift erscheint.

Fig. 130. Große, centrale Pigmentmasse, von welcher sechs Pigmentstrahlen zwischen den Iridocyten zur Oberfläche des Körpers vordringen. Am rechten und linken Rande des Körpers breitet sich das Pigment in dünner Lage an der Oberfläche der Iridocyten aus. Drei Kerne in dem Iridosom sichtbar.

Fig. 131. Centrale Pigmentmasse mit vier zur Oberfläche des Körpers vordringenden Pigmentstrahlen, die sich zum Teil an der Oberfläche der Iridocyten ausbreiten. Im Iridosom drei Kerne sichtbar.

Fig. 132. Größeres Melaniridosom mit centralem Pigment, welches mit drei kürzeren Pigmentarmen an die Oberfläche des Körpers zwischen den Iridocyten vorgedrungen ist. Im unteren Teil des Körpers sieht man zwischen den Iridocyten zwei radiäre Kanäle, von denen der eine völlig pigmentfrei ist, während in dem andern noch wenige Melaninkörnchen liegen. In drei deutlich isoliert unterscheidbaren Iridocyten je ein tingierter Kern.

Fig. 133. Melaniridosom, dessen Pigment durch Behandlung mit Kalium chloricum und Salzsäure gebleicht worden ist; Schnitt durch die Mitte des Körpers. Vergr. 1500. In dem nur noch leicht gelblich gefärbten, centralen Pigment liegen zwei sehr große, ovale, intensiv gefärbte Kerne. Von der centralen Pigmentmasse gehen drei Pigmentstrahlen zwischen den Iridocyten zur Oberfläche des Körpers, in den Pigmentstrahlen ist eine feine radiäre Streifung gut zu sehen. Die Iridocytenkapsel wird im Schnitt von neun Iridocyten gebildet, deren Guanin völlig aufgelöst ist. In sechs Iridocyten ist der Kern mitgetroffen. Sehr deutlich ist die Membran der Iridocyten und die gegenseitige Abgrenzung der völlig voneinander getrennten, nicht zusammengeflossenen Iridocyten. Vgl. auch die Textfig. 1—7 auf S.505—508.

# Das Blutgefäßsystem der dibranchiaten Cephalopoden.

## Teil I. Octopoda.

Von

**Georg Grimpe.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 14 Figuren im Text und Tafel XIX—XXI.

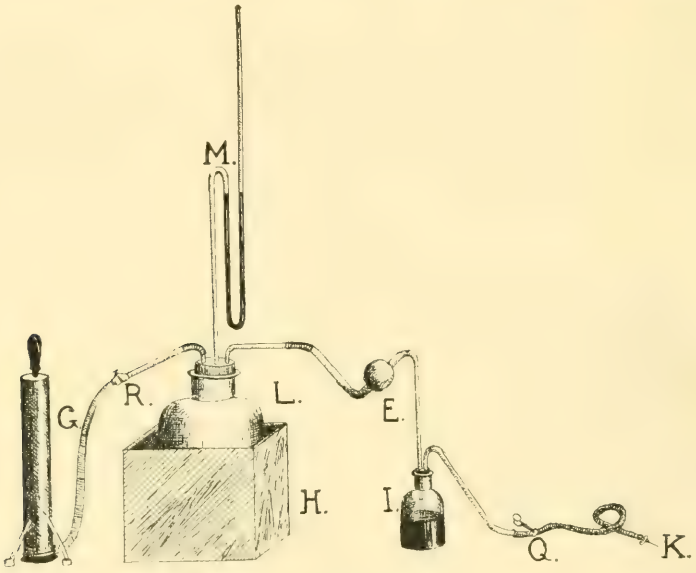
### Einleitung.

Vorliegende Untersuchungen sind auf Anregung und unter Leitung meines hoch verehrten Lehrers, des Herrn Professor Carl Chun, im Zoologischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt worden. Ich begann Ostern 1910, mich zunächst mit dem Blutgefäßsystem von *Sepia officinalis* zu bechäftigen. Während nun die Untersuchung des Arteriensystems keine größeren Schwierigkeiten bereitete, wurde ich mir bei der Verfolgung der Venen darüber klar, daß ich ohne Injektion dieser Gefäße nur wenig vorwärts kommen würde. Ich begab mich deshalb auf die zoologische Station zu Neapel, um dort Injektionen an lebendem Material vornehmen zu können, und zwar hatte ich einen hessischen Arbeitsplatz. Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle der Großherzoglich Hessischen Regierung meinen Dank abzustatten.

Die Zeit, die mir noch bis zu meiner Abreise nach Neapel übrig blieb, verwandte ich dazu, mich in die feinere Injektionstechnik einzuarbeiten. Ich fand in der Arbeit Schaefers »Über die Atmungsorgane der tetra- und dibranchiaten Cephalopoden« eine Zeichnung und kurze Angaben über den Mayerschen Injektionsapparat. Hier denke ich, ist eine nähere Beschreibung desselben am Platze (siehe Textfig. 1).

Er besteht zunächst aus einer Luftflasche (*L.*), die von einem dreifach durchbohrten Gummistöpsel verschlossen wird. Im mittelsten Loche dieses Stöpsels befindet sich ein Quecksilbermanometer (*M.*). Bei dem Originalapparat Professor Mayers, den ich später in Neapel

selbst kennen zu lernen Gelegenheit hatte, ist das Manometer innerhalb der Luftflasche. Wegen seiner Länge von 60 cm muß man sie ziemlich groß wählen. Abgesehen davon nun, daß ein solches Gefäß wenig transportabel ist, wird die Beobachtung des Manometers durch sich an der Innenwand der Flasche niederschlagende Wassertröpfchen erschwert. Ich brachte deshalb das Manometer außerhalb der Luftflasche an; darum konnte ich diese relativ klein wählen, mußte sie




Textfig. 1.

MAYERscher Injektionsapparat. — (Buchstabenerklärung im Text.)

aber der größeren Stabilität halber in eine passende Holzkiste (*H.*) stellen.

Das eine der beiden anderen Löcher im Stöpsel wurde mit einem Gebläse (*G.*) in Verbindung gebracht. Um den Druck innerhalb der Luftflasche möglichst steigern zu können, brachte ich ein Rückschlagventil (*R.*) zwischen ihr und dem Gebläse an. Das dritte Loch schließlich stand mit der Injektionsflasche (*I.*) in Verbindung. Die diese Verbindung vermittelnde Glasröhre war in der Mitte knieförmig gebogen; hinter diesem Knie zeigte das Rohr eine kugelartige Erweiterung (*E.*). Darauf bog es zum zweiten Male knieförmig um und führte in die Injektionsflasche. Will man injizieren, so bringt man einige Tropfen Glyzerin in das erst erwähnte Knie; am Durchtreten der Luftblasen

durch das Glyzerin erkennt man dann sofort, ob die Injektion noch fortschreitet oder zum Stillstand gekommen ist.

Aus der Injektionsflasche kommt ein zweites Glasrohr, das in seinem weiteren Verlaufe mit einem Gummischlauche in Verbindung gebracht wird, der zur Kanüle (*K.*) führt. Dieser kann durch einen Quetschhahn (*Q.*) geschlossen werden.

Für die arteriellen Injektionen, die ich in Leipzig hauptsächlich an *Helix* vornahm, gebrauchte ich Kanülen für intravenöse Injektion, an deren Spitze ich kleine Oliven zum sichereren Einbinden des zu injizierenden Gefäßes anbringen ließ. Für die meisten Injektionen des Venensystems der Cephalopoden stellte sich aber später heraus, daß eine einfache Kanüle für subcutane Injektion genügte.

Schwerer als die Injektionstechnik selbst war die Auswahl geeigneter Injektionsflüssigkeiten. Alle warmflüssigen Massen mußten von vornherein ausgeschaltet werden, weil bei der zarten Konsistenz der Gefäßwände der Cephalopoden derartig komplizierte Vorbereitungen, wie sie diese Methoden erheischen, nicht angängig waren. Ich benutzte deswegen kaltflüssige Injektionsmassen, wie ich sie im Lehrbuch der mikroskopischen Technik von Mayer-Lee angegeben fand.

Als Farbstoff gebrauchte ich leichtlösliches Berliner-Blau (nach Mayer) oder Carmin. rubr. opt. von der Firma Grübler Cie. Ich stellte mir hoch konzentrierte, wässerige Lösungen davon her, denen ich einige Tropfen Glyzerin zusetzte. Es ergab sich nämlich, daß der Glyzerinzusatz ein zu rasches Austreten der Injektionsflüssigkeit aus angeschnittenen Gefäßästchen verhinderte.

Bei den Objekten, die ich für die mikroskopische Schneidetechnik zu verwerten gedachte, setzte ich der Injektionsmasse ein größeres Quantum Glyzerin zu. Am weitaus häufigsten nahm ich Totalinjektionen vor; seltener griff ich besondere Gefäße zur Spezialinjektion heraus. Das tat ich vor allem dann, wenn ich verletzte Tiere geliefert bekam.

Was nun die Wahl des Einstichortes für Totalinjektionen anbetrifft, so sei erwähnt, daß solche des arteriellen Gefäßsystems direkt vom arteriellen Herzen oder von der Vena branchialis aus vorgenommen wurden. Für Injektionen des Venensystems wählte ich den Augensinus zum Einstich, oder ich band die Kanüle in die Vena cephalica oder in die Vena pallialis ein. Das Vorhandensein von Gefäßklappen bereitete der Injektion keine Schwierigkeiten.

Vor der Injektion wurden die Tiere betäubt, und zwar auf folgende Weise: Dem Seewasser, in dem sich das zu injizierende Tier befand.

wurde nach und nach 80%iger Alkohol zugesetzt, bis das Tier die Atembewegungen einstellte. Dann wurde es in reinem Seewasser wieder abgespült und zur Injektion vorbereitet.

Für den Physiologen dürfte folgende Beobachtung von Interesse sein: Wenn die Injektionsmasse in die feinen Verzweigungen der Gefäße und deren Capillaren gelangt ist, beginnt das Tier wieder aufzuleben; die Betäubung scheint völlig zu weichen. Besonders die Arme führen konvulsorische Bewegungen aus, und die Muskeln der Gefäße setzen der Injektion willkürlich sichtbaren Widerstand entgegen.

Zur Injektion gelangten mir Exemplare der verschiedensten Species.

Von Octopoden besonders:
*Octopus vulgaris*,
*Octopus macropus*,
*Octopus de Filippii*,
*Eledone moschata*;

Von Decapoden besonders:
*Sepia officinalis*,
*Sepia elegans*,
*Rossia macrosoma*,
*Sepiola Rondelettii*,

(nach Jatta, ohne Rücksichtnahme auf die Arbeit Naefs »Zur Morphologie und Systematik der *Sepiola*- und *Sepietta*-Arten«, Zool. Anzeiger, Bd. XL, 2/3, 1912),

ferner von Decapoden:
*Loligo vulgaris*,
*Loligo marmorae*,
*Illex Coindeti*
*Todarodes sagittatus*.

Herrn Dr. Cerruti von der Stazione Zoologica in Neapel bin ich zu ganz besonderem Danke verpflichtet, weil er mich so reichlich mit dem teilweise sehr wertvollen Material versorgte. Untersuchungen von uninjiziertem Materiale nahm ich noch an *Eledone Aldrovandi* vor.

Zur Konservierung des injizierten und uninjizierten Materials benutzte ich meist 4%iges Formol, in dem ich die Objekte 60—80 Stunden beließ, um sie dann nach sorgfältigem Wässern über 30%igen und 50%igen Alkohol in 80%igen Alkohol überzuführen. Dem Rate Prof. Mayers folgend, setzte ich der Konservierungsflüssigkeit einige Tropfen Eisessig zu. Seltener konservierte ich mit der von Naef für Cephalopodenembryonen (Lit.-Verz. Nr. 46) mit Erfolg angewandten Flüssigkeit (5% Sublimat, 5% Eisessig in 90% Seewasser) oder mit Pikrinsäure.

Auch mittels der Schnittmethode suchte ich den Verlauf mancher Gefäße zu konstatieren. So machte ich Schnittserien von *Sepia elegans*, *Sepiola Rondelettii*, *Tremoctopus violaceus* und *Octopus vulgaris*. Ich suchte mir zu diesem Zwecke stets möglichst kleine Individuen heraus, die ich transversal oder sagittal, in Serien zu 10 oder 20 $\mu$, schnitt

und mit Hämalaun, Borax- oder Säurecarmin färbte. Auch von manch injiziertem Exemplar wählte ich gewisse Teile zum Schneiden aus. Herrn Geheimrat Chun bin ich zu besonderem Danke verpflichtet, daß er mir zu diesem Zwecke auch ein sehr wertvolles Exemplar von *Tremoctopus hyalinus*, das auf der Deutschen »Valdivia«-Tiefsee-Expedition erbeutet wurde, überließ. Wesentliche Unterschiede zwischen dem Gefäßsystem dieses Octopoden und dem der anderen waren nicht festzustellen.

In den weitaus häufigsten Fällen nahm ich aber freie Präparation mittels feiner, gerader oder krummer Scheren vor. Der größeren Genauigkeit halber bediente ich mich meist einer schwach vergrößernden Binocularlupe. Von den Präparaten machte ich Zeichnungen oder photographische Aufnahmen. Bei injizierten Haut- oder Muskelpartien bediente ich mich mit Erfolg der Spalteholzschen Methode, mittels eines Gemisches von Wintergrünöl und Benzylbenzoat organische Körper durchsichtig zu machen.

Schließlich sei noch erwähnt, daß ich auch Embryonen verschiedenen Alters von *Loligo* und *Sepia* auf das Gefäßsystem hin untersucht habe.

Meine Arbeit sollte eine Darstellung der Topographie des Blutgefäßsystems der dibranchiaten Cephalopoden bringen. Vor der Hand begnüge ich mich aber damit, nur eine Darstellung des Kreislaufs der Octopoden zu geben. Ich behalte mir vor, noch innerhalb der nächsten Zeit auch Untersuchungen über das Zirkulationssystem der Decapoden zu veröffentlichen. Wo es für nötig erachtet wurde, habe ich jetzt schon Hinweise vergleichend-anatomischer Natur gegeben. — Schon Naef (Lit.-Verz. Nr. 47) hat darauf hingewiesen, daß eine morphologisch durchdachte Darstellung des Blutgefäßsystems noch ausstände. Ich hoffe, durch vorliegende Arbeit diesem Übelstande einigermaßen abgeholfen zu haben.

Die sehr umfangreiche Literatur, die über das Gefäßsystem der Cephalopoden schon existiert und mit Cuviers klassischer Arbeit beginnt, soll hier nicht für sich besprochen werden, sondern wird, da meist nur kurze Angaben über die Vascularisation gewisser Organe in den einzelnen Arbeiten zu finden sind, an Ort und Stelle Berücksichtigung finden.

Es drängt mich, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Carl Chun in Leipzig, für die außerordentliche Förderung, die er meiner Arbeit zukommen ließ, und für sein reges Interesse an meinen Untersuchungen zu danken. In Leipzig brachten noch besonders die

Herren Professoren Simroth und Woltereck und die Privatdozenten Dr. Steche und Hempelmann meiner Arbeit Interesse entgegen. In Neapel waren es die Herren Professoren Dohrn und Mayer und Herr Dr. Naef, die meine Arbeit fördern halfen. Den genannten Herren möchte ich an dieser Stelle meinen tief gefühlten Dank aussprechen.

## Allgemeine Bemerkungen.

Milne-Edwards ist der erste gewesen, der eine ziemlich gut durchdachte Beschreibung des Blutgefäßsystems der Cephalopoden gegeben hat. In seiner Arbeit «Sur la Circulation» (Lit.-Verz. Nr. 42) hat er die von Cuvier und delle Chiaje gemachten Forschungen einer genauen Prüfung unterzogen und deren Irrtümer teilweise verbessert. — Seit Milne-Edwards sind eingehende topographische Untersuchungen über das Zirkulationssystem nicht mehr vorgenommen worden. Es empfiehlt sich deshalb, kurz auf seine Ergebnisse einzugehen.

Während Cuvier annahm, daß allen Mollusken ein dem der Wirbeltiere ähnliches, vollkommen geschlossenes Gefäßsystem zukäme, wies Milne-Edwards zum ersten Male einwandfrei nach, daß den höchst organisierten Mollusken ebenso wie den am niedrigst stehenden ein nur teilweise geschlossener Kreislauf zuzusprechen sei. Besonders vertrat Cuvier die Ansicht, daß überall im Cephalopodenkörper die Arteriencapillaren in Venencapillaren übergingen; die Venen seien allè «des veines proprement dites», d. h.: Venen mit eigner Wandung. Milne-Edwards gab zwar zu, daß der weitaus größte Teil der Venen eigne Wandung (paroi propre) besitze, daneben finden sich im Cephalopodenkörper aber noch große, interorganologische Blutlacunen. Delle Chiaje hielt diese Lacunen lediglich für sinusartige Erweiterungen der eigenwandigen Venen, während Milne-Edwards nachwies, daß die Lacunen typischer Blutgefäßwandungen entbehrten, das Blut demnach in gewissen Hohlräumen des Körpers zirkuliere. Dieser Ansicht schlossen sich aber durchaus nicht alle Gelehrten sofort an; vielmehr brach hierüber noch nach Dezennien wiederholt der Streit aus. So sehen wir selbst im Jahre 1877 noch auf dem Naturforscherkongreß zu München Kollmann und Flemming über dieses Problem verhandeln (Lit.-Verz. Nr. 32). Jetzt hat man sich aber mit Milne-Edwards für die Annahme erklärt, daß derartige Blutlacunen, wie man sie auch bei Cephalopoden vorfindet, der typischen Gefäßwandung entbehren und demnach mit Blut erfüllte Hohlräume des Körpers repräsentieren. So ist besonders oft die primäre Leibeshöhle

oder ein Teil derselben eine solche Lacune, die in den Dienst des Kreislaufs tritt.

Chun vermutet allerdings, daß die lacunären Räume bei den Cranchien (wahrscheinlich sekundär) erweiterte Venen repräsentieren.

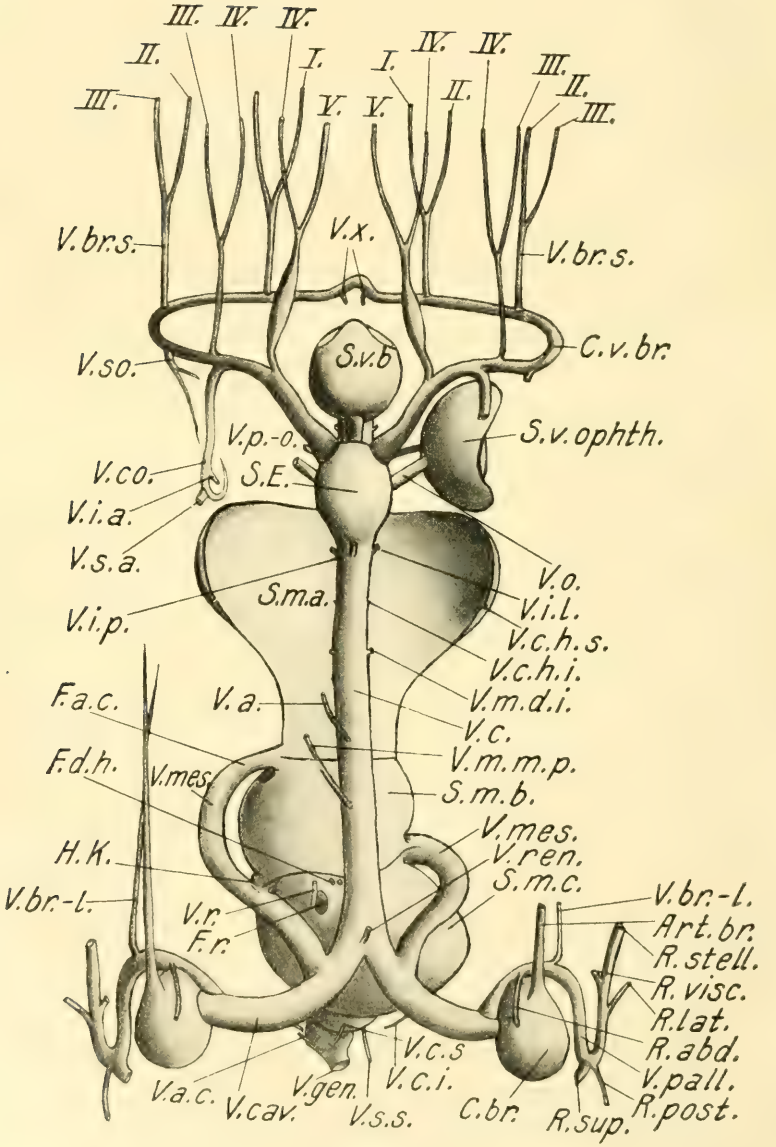
Es bestehen demnach zwischen Leibeshöhle und Blutgefäßsystem gewisse enge Beziehungen; sein Studium setzt deshalb eine genaue Kenntnis der Leibeshöhlenverhältnisse voraus. Bei den Octopoden muß man scharf zwischen primärer Leibeshöhle, die als Schizocöl mit Blut erfüllt ist, und der sekundären Leibeshöhle, der bis auf das »Wassergefäßsystem« reduzierten Visceropericardialhöhle, unterscheiden. Bei den Decapoden tritt die erstere völlig zurück, während die Visceropericardialhöhle eine größere Bedeutung gewinnt. Vigelius und Grobben haben genaue Untersuchungen über die Cölomverhältnisse der Cephalopoden veröffentlicht. Auf diesen beiden Arbeiten fußend, machte ich meine Untersuchungen.

Wie ich schon anfangs erwähnte, beschränke ich mich in vorliegender Arbeit auf die Beschreibung des Blutgefäßsystems der octopoden Cephalopoden, werde aber nicht versäumen, da, wo ich es für nötig erachte, auf die Decapoden hinzuweisen. Die Darstellung soll also nicht rein topographisch sein, sondern auch der vergleichenden Anatomie Rechnung tragen.

Meinen Untersuchungen legte ich den gemeinen Moschuspolyp (*Eledone moschata*) zugrunde; doch auch die anderen, häufig im Golfe von Neapel vorkommenden Octopoden zog ich in den Kreis meiner Betrachtungen. Die Tiere wurden nach Jatta bestimmt und orientiert; die Heschelersche Orientierungsart mag zwar, weil sie der vergleichenden Anatomie des gesamten Molluskentypus besser entspricht, morphologisch berechtigter sein, gibt aber öfters Anlaß zu Verwechselungen. Nach Jatta befindet sich der Kopf eines Cephalopoden vorn, und die Spitze des Eingeweidesacks hinten; die Seite, der der Trichter angehört, ist unten (Ventralseite); ihr gegenüber liegt die oben befindliche Dorsalseite (Rücken).

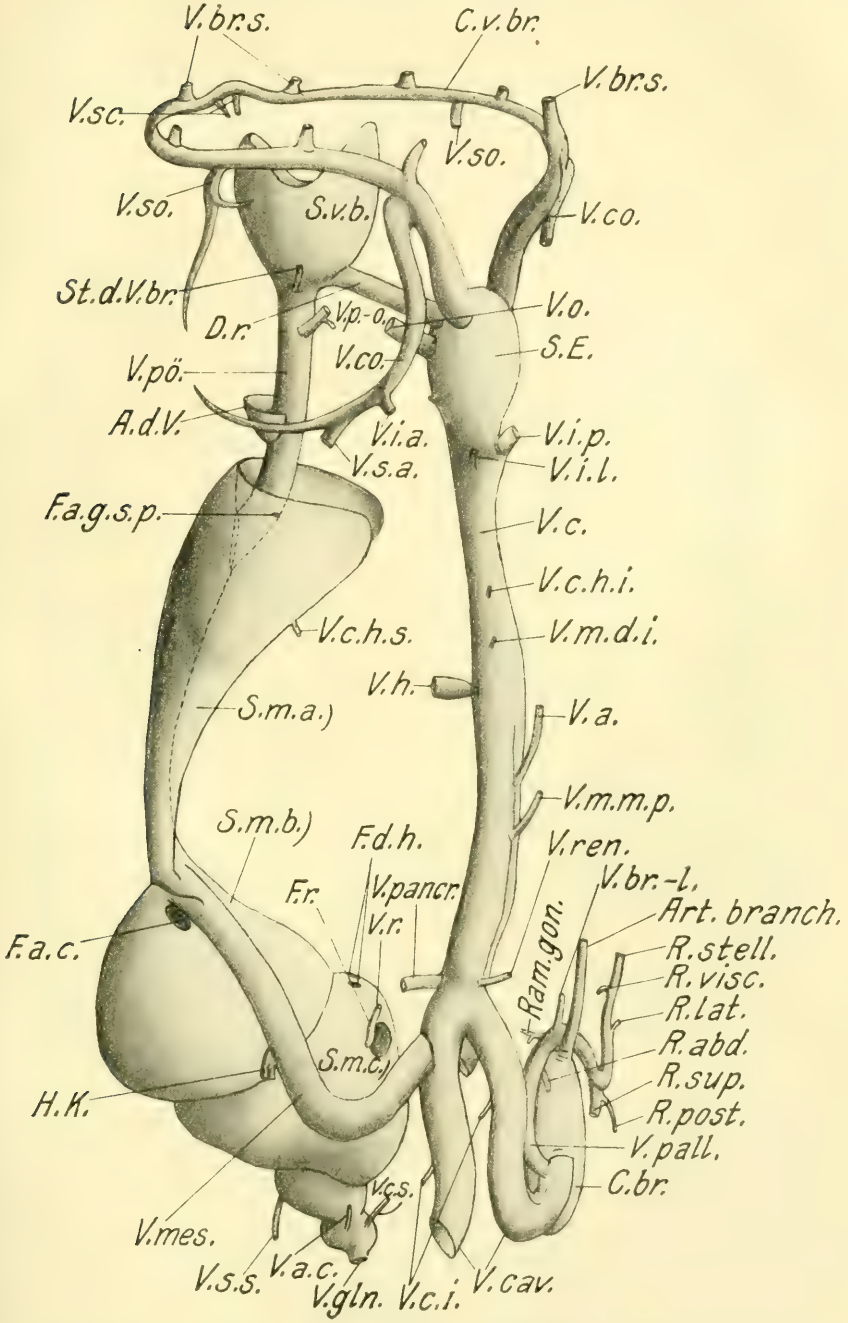
## Das Venensystem.

Meine Darstellung des gesamten Kreislaufsystems folgt der Circulationsrichtung, und zwar so, daß zunächst der Verlauf der Venen bis zu den Kiemenherzen, wo der »kleine Kreislauf« beginnt, geschildert wird. Die Circulation innerhalb der Kieme wird nur kurz gestreift, weil sie bereits gut bearbeitet wurde. Von den Kiemen gelangt das Blut, arterialisiert, nach dem Centralorgan des großen Kreislaufes,




**Textfig. 2.**

Ventralansicht des Venensystems von *Eledone moschata*. (Zeichenerklärung siehe S. 618 im Verzeichnis der Tafelfiguren, Tafel XIX, Fig. 2.)



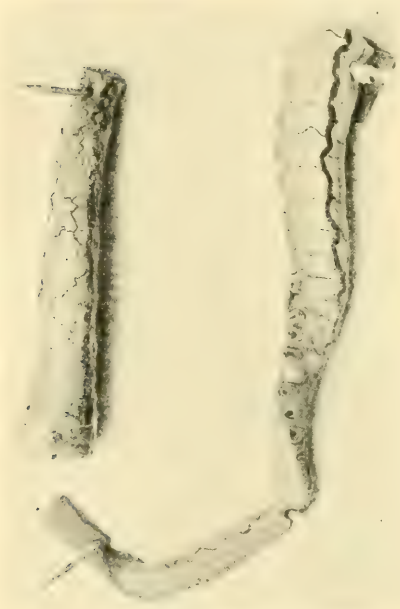

Textfig. 3.

Profilansicht des Venensystems von *Eledone moschata*. (Erklärung S. 618, Tafel XIX, Fig. 1-)

dem arteriellen Herzen, von wo es durch die Körperarterien zu allen Organen und Geweben strömt. Zunächst wird hier also eine Darstellung des Venensystems gegeben.

### Arm- und Kopfvenen.

Ich beginne bei der Beschreibung der Venen ganz vorn an den Armen. Wie schon den ältesten Autoren bekannt war, gehören zu jedem Arm zwei an seiner Außenseite verlaufende Venen, die Venae brachiales superficiales. Wie schon Cuvier richtig angibt, verlaufen diese unter der zwei Arme vereinigenden, muskulösen »couche externe«; es finden sich also stets zwei Venen im »Intervall«[1] zweier Arme. Demnach existieren im ganzen sechzehn oberflächliche Armvenen. Die dem Intervall zugekehrte Seite jeder Vene empfängt kleine Zweige von der Innenseite des Armes, und zwar stets genau soviel, als der Arm Saugnäpfe zählt. Diese Zweige münden in ziemlich gleichen Abständen fast rechtwinklig in den Hauptstamm. Symmetrisch (nicht alternierend) angeordnet sind diese Saugnapfvenen auch dann, wenn die Saugnäpfe, wie es z. B. für *Eledone* zutrifft, in einer Reihe an der Innenseite der Arme befestigt sind; jeder Napf entsendet in diesem Falle ein Paar Venen, eine in die rechte, eine in die linke Armhauptvene (s. Textfig. 4). Bei den Formen der Gattung »*Octopus*« hingegen, wo die Saugnäpfe in zwei Reihen stehen, entsendet jeder Napf nur eine Vene.



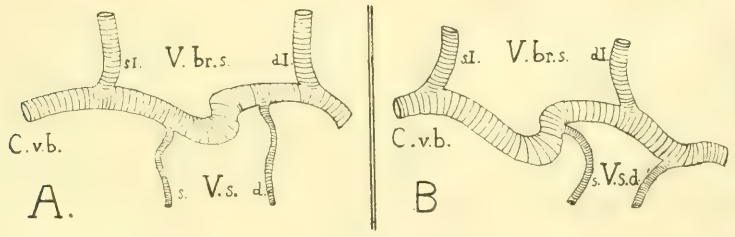
Textfig. 4.

Rechts: Die segmentale Anordnung der Saugnapfvenen. — Links: Die äußeren Armvenen mit mehreren Anastomosen. — *Eledone moschata*. (Photographie.)

Die der Außenseite des Arms zugewandte Seite der Vene empfängt

[1] Cuvier bezeichnet mit »Intervall« den zwischen zwei Armen befindlichen Raum, in welchem sich kopfwärts eine Hautduplikatur ausspannt. Die Gesamtheit der die Arme verbindenden Hautduplikaturen bildet den »Armkranzschirm«.

kleine Zweige von der convexen Außenfläche des Arms. Man kann nun beobachten, daß diese Gefäße, die bedeutend weniger zahlreich als die vorher genannten auftreten, außen auf der Höhe des Armes anastomosieren. Die zahlreichen Venulae, die von diesen Anastomosen aufgenommen werden, bringen Blut von der Haut und den oberflächlich liegenden und tieferen Muskellagen der Arme zur Hauptvene. Diese zieht in geschlängeltem Verlaufe nach hinten, um sich mit der ihr zugeordneten, vom nebenanliegenden Arme kommenden Vene zu vereinigen. Der gemeinsame Stamm (» Primitivstamm «) behält bis zu seiner Mündung in den Armvenenring die eingeschlagene Richtung bei. Dieses Ringgefäß, der Circulus venosus brachialis, umzieht den ganzen Kopf; er ist das Sammelreservoir für alle aus den äußeren Partien des Kopfes kommenden Venen. Außer den sechzehn, nunmehr zu acht Primitivstämmen vereinigten Armvenen nimmt es noch

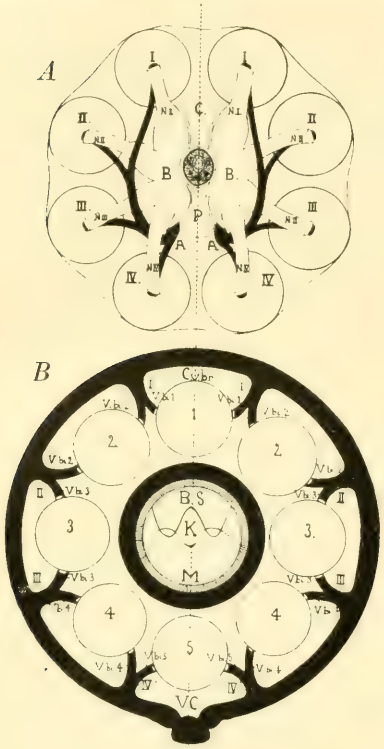



Textfig. 5.

Die Venae supracephalicae der Octopoden. Die zwei ungefähr gleich häufig vorkommenden Mündungsarten derselben. A. Die Venen treten zwischen den beiden obersten Armvenen (*s.I*, *d.I*) ein. B. Die Venen schließen eine der beiden obersten Armvenen ein. Zeichenerklärung: *C.v.b*, Circulus venosus brachialis; *V.br.s*, Venae brachiales superficiales; *s.I*, erster Arm der linken, *d.I*, erster Arm der rechten Seite. *V.s*, Venae supracephalicae; *s*, links; *d*, rechts.

auf der Dorsalseite zwei kleine Venen auf, die Venae supracephalicae, die Blut von den obersten Muskel- und Hautpartien des Kopfes zuführen. Während aber die Armvenen von vorn her an den Ring treten, kommen jene von hinten an ihn heran; und zwar münden sie normalerweise zwischen den Mündungsstellen der beiden obersten Armvenen, zuweilen aber befindet sich die Mündungsstelle einer dorsalen Armvene zwischen den der beiden Venae supracephalicae. Außer den bis jetzt erwähnten Gefäßen ergießen noch die folgenden ihr Blut in den Armvenenring: Die Venae supraorbitales und die Venae circumorbitales. Die ersteren bringen Blut von den oberen und vorderen Teilen der Muskeln und Häute des Augenbulbus; sie bilden mit den Venae circumorbitales nahezu einen Ring um jedes Auge. Während nun die ersteren an den Lateralseiten des Armvenenrings

eintreten, münden die letzteren in denselben zwischen den beiden, der Ventralseite am nächsten liegenden Armvenen jeder Seite. Bevor ich nun den Verlauf dieser Gefäße schildere, sei es mir gestattet, darauf hinzuweisen, daß die übliche Bezeichnung und Numerierung der Arme für die den Armen zugehörigen Venen durchaus nicht paßt, weil die Verteilung der Armvenen eine ganz andre ist. Während nämlich in Rücksichtnahme auf die Armarterien und Armnerven die Symmetrieebene durch den Cephalopodenkopf derart gelegt wird, daß jeder Seite je vier Arme zukommen, müßte man lediglich in Rücksicht auf die Armvenen die Symmetrieebene durch die Achse zweier Arme legen. Man hätte demnach einen dorsalen (1), einen ventralen (5) und je drei laterale Arme (2, 3, 4) zu unterscheiden (s. Textfig. 6 *B*). Betrachtet man einen Octopoden in situ von der Ventralseite, so kann man beobachten, daß die beiden untersten Primitivstämme der Armvenen derart in den Armvenenring münden, daß sie gerade einen Arm (5) einschließen. Nach der Dorsalseite zu verwischen sich öfters die genauen Lagebeziehungen der Arme zur Sagittalebene. Da aber nach der üblichen Bezeichnung sowohl der vierte rechte als auch der vierte linke Arm (s. Textfig. 6 *A*) den von den ventralsten Armvenen eingeschlossenen Arm darstellen kann, empfiehlt es sich nach dem soeben Gesagten, die diesem Arm zugeordneten Venen als Venae brachii 5, die den Seiten-




Textfig. 6.

Schemata der zwei möglichen Symmetrieebenen durch den vorderen Teil des Kopfes der Octopoden. Oben: Die Symmetrieebene in bezug auf Armnerven und Armarterien. Unten: Die Symmetrieebene in bezug auf die Armvenen. Zeichenerklärung: *A*, Arteriae brachiales communes mit ihren Zweigen I, II, III, IV. *B*, Brachialganglion. — *B.S*, Buccalsinus; *C*, Cerebralganglion; *C.v.br*, Circulus venosus brachialis; *G*, Gefäße des Schlundkopfes (Art. bucc.); *K*, Kiefer; *M*, Muskulatur der Kiefer; *N.I, II, III, IV*, die vier Armnerven jeder Seite; *O*, Oesophagus; *P*, Pedalganglion; *S*, Speicheldrüsengang; *V*, Vena periös; *V.bi*, 1, 2, 3, 4, 5, Venae brachii; *V.C*, Vena cephalica; *I, II, III, IV*, Bezeichnung der Arme nach dem gebräuchlichen Schema *A*; 1, 2, 3, 4, 5, Bezeichnung der Arme nach dem auf die Armvenen bezogenen Schema *B*; *I', II', III', IV'*, Primitivstämme der superfiziellen Armvenen. Blut: schwarz.

armen angehörigen als Venae brachii 4, 3 und 2, die schließlich dem dorsalen Arme zukommenden als Venae brachii 1 zu nennen. Die »Primitivstämme« bezeichne ich aber nach wie vor mit: Venae brachiales I, II, III, IV; mit folgendem Zusatze: Die linke vierte Primitivvene (Vena brachialis superficialis communis sinistra IV) empfängt die linke Vena brachii 5 und die rechte Vena brachii 4 usf. — Man vergleiche hierzu das beigegebene Schema (Textfig. 6).

Die zwei schon erwähnten Circumorbitalvenen (S. 541) sind ansehnliche Stämme, die außer der Funktion, die äußeren Teile des Auges zu vascularisieren, auch in den Dienst der Vascularisation des Trichters und der Körperhaut treten. Verfolgen wir nun die Vena circumorbitalis in der der Circulation entgegengesetzten Richtung! Zunächst läuft sie nach hinten, sich der Rundung des Bulbus anlegend, gibt Zweige an die Kopfmuskulatur ab und vor allem an die Muskeln, welche vom Mantel zum Trichter und nach den Armen ziehen. Besonders je einer dieser Äste zeichnet sich durch seine Größe aus. Das sind die Venae infundibuli anteriores, die hauptsächlich Blut von der oberen Außenseite des Trichters bringen. Außerdem liegt diesen Gefäßen noch die Vascularisation des vorderen, freien Endes des Trichters und dessen umgebender Haut ob. Am Trichterrande finden zuweilen Anastomosen zwischen ihren Zweigen und denen der später zu besprechenden Vena infundibuli propria statt.

Ganz an dem hinteren Pole des Augenbulbus angelangt, mündet in die Circumorbitalvene ein anderes Gefäß von ansehnlicher Größe, die Vena subcutanea anterior, die die bei weitem größte Hautvene darstellt. Ihr Verbreitungsgebiet erstreckt sich über die ganzen Hautpartien der vorderen und oberen Teile des Mantels. Zudem vascularisieren ihre Zweige vom Nacken kommende, an der oberen Innenseite der Haut inserierende Muskeln. Außer weiteren unansehnlichen Zweigen, welche von der unteren Innenseite der Mantelhöhle kommen, setzt sich die Vena subc. ant. aus zwei außen verlaufenden, mächtigen Stämmen zusammen. Einer der beiden zieht an der Seite nach hinten, von wo aus er Blut von der Dorsalseite der Mantelhaut empfängt; der andere vascularisiert in der Hauptsache ihre Unterseite. Sein Verlauf ist ungefähr parallel dem Mantelrande. Auf der Bauchseite sind Anastomosen zwischen Zweigen der linken und rechten, vorderen Hautvene häufig; auf der Dorsalseite habe ich aber nie Anastomosen bemerkt (s. Fig. 8, Taf. XIX).

Die Vena circumorbitalis geht nach Empfang der vorderen Hautvene in der Richtung nach oben weiter und vascularisiert außer den

Bulbushäuten einen Teil der Kopfnackenmuskulatur. Schließlich biegt sie nach vorn um. Während dieses Verlaufes nimmt sie ein Gefäß auf, das aus den tiefsten Lagen des Auges kommt, die Vena ciliaris. Da ich sie fast bis an den Ciliarkörper verfolgen konnte, dürfte sie der Vena ciliaris, deren Verlauf Schöbl (Lit.-Verz. Nr. 49) für *Sepia* sehr genau beschrieben hat, entsprechen. Ich glaube, daß der Verlauf dieses Gefäßes bei den Octopoden nicht viel von dem für *Sepia* angegebenen abweichen wird. — Darnach tritt die Vena circumorbitalis in den Bereich der Vena supraorbitalis (S. 541).

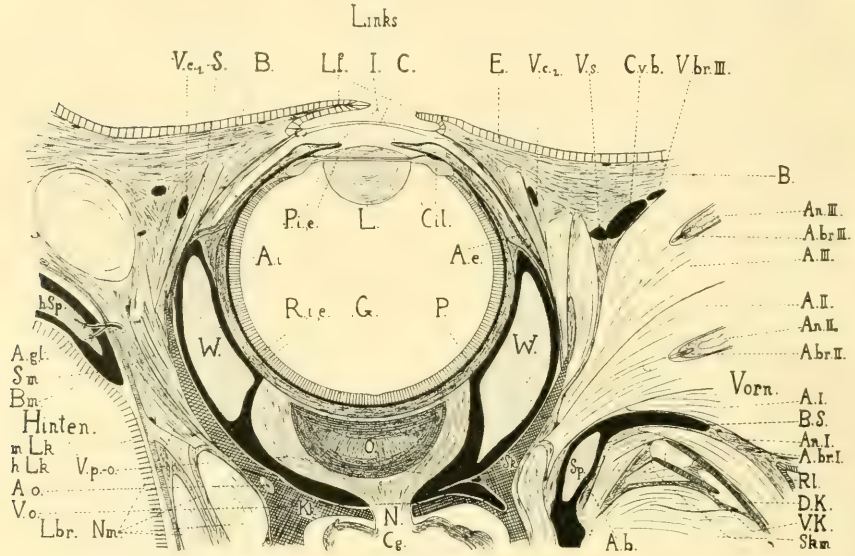
Wenden wir uns nun wieder dem Circulus venosus brachialis zu, dessen Vorhandensein von den neueren Lehrbüchern der vergl. Anatomie der Mollusken für die Octopoden allgemein angegeben wird, so ist zu erwähnen, daß Hescheler (Lit.-Verz. Nr. 25) in Langs Lehrbuch im Gegensatze zu Haller (Lit.-Verz. Nr. 20) für die Decapoden ein völlig anderes Verhalten hervorhebt, indem er angibt, daß die Armvenen in den (später zu besprechenden) Buccalsinus münden. Wie ich mich aber selbst überzeugt habe, existiert auch bei den Decapoden der Armvenenring; nur liegt er bei diesen nicht oberflächlich, sondern zwischen Schlundkopf und Armkranz, wo er in dem unter den Lippen und Buccalpfeilern befindlichen, subepithelialen Bindegewebe verläuft.

Der Circulus venosus brachialis der Octopoden, in den alle bisher besprochenen Venen münden, liegt vor den Augen und läuft in transversaler Richtung um den Kopf herum. Er zeichnet sich durch mäandrisch gewundenen Verlauf aus. Unten streben die beiden freien Schenkel der den Armvenenring darstellenden Gefäßschleife nach hinten zur Medianlinie, wo sie sich vereinigen und von da ab die Vena cephalica bilden. Diese zeigt gleich zu Beginn eine Anschwellung, die ich »suprainfundibulare Erweiterung« nenne. Sie empfängt außer den genannten Schenkeln des Circ. ven. brach. noch folgende Gefäße. Zunächst median eine bisher noch nirgends erwähnte Vene, die Vena reuniens (Ductus reuniens). In Gestalt eines starken Stammes stellt sie die Verbindung zwischen dem Sinus buccalis und der Vena cephalica her, in deren suprainfundibulare Erweiterung sie nach Teilung in zwei die vorderen Trichternerven umgürtende Äste mittels zweier spaltartiger Foramina einmündet. Diese Vene verläuft gerade in der vorderen Mulde des Kopfknorpels und ist von Muskeln stark eingeklemmt; ihre Richtung ist schräg nach hinten-unten. — Der Buccalsinus ist becherartig, oben und unten weist er seine größte Ausdehnung auf, während er an den Seiten ziemlich tiefe Einbuchtungen zeigt. Er umgreift von hinten her den ganzen Schlundkopf; im

Inneren dieses Sinus liegen die vorderen Speicheldrüsen, der vorderste Teil des Ösophagus und die Schlundkopfarterien, gleichsam vom Blut gebadet. Das Blut, das von der Muskulatur des Schlundkopfs, der Matrix der Kiefer und der Radula kommt, sammelt sich in der Vena infrabuccalis, die im Innern des Schlundkopfes verläuft; ihre Mündung liegt dorsal von der Speiseröhre an der Sinusinnenwand. — Williams gibt in seiner Arbeit über *Loligo Pealii* (Lit.-Verz. Nr. 55) an, daß außer dem äußeren Buccalsinus noch ein mit dem äußeren durch ein breites, spaltartiges Lumen kommunizierender, innerer Buccalsinus vorhanden sei. Bei Octopoden konnte ich ein derartiges Verhalten nicht konstatieren; bei *Sepia* ist mir das Vorhandensein eines inneren Buccalsinus bisher auch noch zweifelhaft. — Der Sinus buccalis der Octopoden steht mit den venösen Gefäßen des Eingeweidesacks nicht nur durch den Ductus reuniens, der mit der Vena cephalica kommuniziert, in Verbindung, sondern auch durch die Vena periösophagealis, die ich Milne-Edwards, dem Entdecker derselben, zu Ehren »Ductus Edwardsi«, nenne. Von diesen Verbindungen werde ich nachher berichten, vorher möchte ich den Verlauf der Vena cephalica weiter verfolgen.

In die Suprainfundibularerweiterung münden ferner die zwei venösen Verbindungen zwischen den beiden Sinus ophthalmici und der Vena cephalica, die Venae ophthalmicae. Ihre Mündung liegt auf der Oberseite der suprainfundibularen Erweiterung der Kopfvene; sie kommen schräg von vorn-oben. Jeder Sinus ophthalmicus ist ebenso wie der Sinus buccalis ein Bechersinus, in dessen Innerem das Ganglion opticum und das Corpus luteum liegt. Seine dem äußeren Auge zugekehrte Wand ist aber bedeutend flacher als die des Buccalsinus; das kommt besonders daher, daß das Ganglion opticum bedeutend stärker entwickelt ist als die vorderen Speicheldrüsen. — Will man den Sinus ophthalmicus eröffnen, so muß man von der Seite aus die häutigen Hüllen entfernen und dann durch einen kreisförmigen Schnitt entlang des äußeren Randes der Iris den Bulbus des Auges frei legen. Die Stäbchenschicht der Netzhaut löst sich äußerst leicht ab; dahingegen setzt die Pigmentschicht und die Chorioidea der Ablösung größere Schwierigkeiten entgegen. Am Rande lassen sie sich zwar auch bequem abziehen; gegen die Mitte zu hängen sie aber fest mit dem Ganglion opticum zusammen, denn hier durchbrechen die zur Retina ziehenden Nervenbündel sowohl die Pigmentschicht als auch die Aderhaut und die sich als Duplikatur in die innerste Lage derselben fortsetzende Wand des Sinus. Man schneidet unter diesen Häuten, indem man sie vom Rande her abhebt,

die Nerven durch und löst durch einen zweiten Kreisschnitt am Rande des becherartigen Sinus die der Aderhaut zunächst gelegene Wand desselben völlig ab. — Im Innern des Sinus liegt nun zunächst in der Mitte das Ganglion opticum (s. Textfig. 7). Es steigt von hinten und von vorn allmählich zu einem Kamme empor, von welchem aus die eben durchschnittenen Nervenbündel nach der Seite zu durch die




Textfig. 7.

Schematischer Frontalschnitt durch das Octopodenauge, um die topographische Lage des Sinus ophthalmicus zu zeigen. Mit teilweiser Benutzung der Abbildungen HENSENS und GEGENBAURS Zeichenerklärung: *A.I, II, III,* Die drei ersten Arme der linken Seite; *A.b,* Arteria buccalis; *A. br.I, II, III,* Arteriae brachiales I, II, III,; *A.e, i,* Argentea externa, bzw. interna; *A.gl,* Arteria glandulae salivalis posterioris; *An.I, II, III,* Nerven des ersten, zweiten und dritten Armes; *A.o,* Arteria ophthalmica; *B,* Bindegewebe; *Bm,* Bulbusmuskulatur; *B.S,* Buccalsinus; *C,* Cornea; *C.g,* Cerebralganglion; *Cil,* Ciliarkörper (mit Musculus Langeri); *C.v.b,* Circulus venosus brachialis; *D.K,* Dorsaler Kiefer; *E,* Epidermis; *G,* Glaskörper; *I,* Iris; *Kk,* Kopfknorpel; *L,* Linse; *Lbr,* Leber; *Lf,* Lidfalten; *h.Lk,* häutige Leberkapsel; *m.Lk,* muskulöse Leberkapsel; *N,* Nervus opticus; *Nm,* Nackenmuskulatur; *O,* Ganglion opticum; *P,* Pigmentlage der Retina; *P.i, e,* Membrana pellucida interna, bzw. externa; *R.i, e,* Retina interna (Stäbchenschicht), bzw. externa (Sehzellenschicht); *Rl,* Ringlippe; *S,* Sinus ophthalmicus; *Sk,* Sklerotikalknorpel; *Skm,* Schlundkopfmuskulatur; *S.m,* Sinus mesentericus (Pars salivalis); *Sp,* vordere Speicheldrüse; *h.Sp,* hintere Speicheldrüse; *V.br.III,* Vena brachialis III; *V.c.*$_1$, *V.c.*$_2$, Vena circumorbitalis; *V.K,* ventraler Kiefer; *V.o,* Vena ophthalmica; *V.p.o,* Vena pharyngo-ophthalmica; *V.s,* Vena supraorbitalis; *W,* weißer Körper. Blut: schwarz.

entfernten Häute zur Retina ziehen. Rings um das Ganglion liegt das Corpus luteum, das nach vorn und hinten-unten besonders stark entwickelt erscheint. Die Verbindung nun, die zwischen der Supra-infundibularerweiterung und jedem Sinus opticus besteht, wird durch die ansehnliche Vena ophthalmica auf jeder Seite repräsentiert. Diese

durchbricht von der Vena cephalica kommend, den Kopfknorpel ungefähr einen halben Centimeter unterhalb der Durchtrittsstelle des Nervus opticus (Foramen venae ophthalmicae). Sie ist unmittelbar am Sinus ophthalmicus fast rechtwinklig nach hinten-oben umgebogen, um unter Bildung einer trichterförmigen Erweiterung unter sehr spitzem Winkel mittels eines weiten, ovalen Foramens in ihn einzumünden. Die zwischen ihm und der trichterförmigen Erweiterung in dem spitzen Winkel entstehende Hautduplikatur kann gegebenfalls nach Art einer Semilunarklappe wirken (s. Textfig. 7). Diese Erweiterung findet sich in unmittelbarer Nähe des Nervus opticus. Kurz vor dieser trichterförmigen Erweiterung geht ein sehr kleines Gefäß nach der Bulbusmitte ab, dessen Bedeutung mir aber unbekannt blieb. Vielleicht tritt es in Anastomose mit Zweigen der Ciliarvene. In der Nähe des Nervus opticus entspringt an der Medianseite der trichterförmigen Erweiterung noch ein kleiner Ast, welcher den Kopfknorpel selbständig durchbohrt und in Kommunikation mit der später zu beschreibenden Vena periösophagealis tritt. Der größere Ast mündet hierauf mittels eines breiten Lumens in den Sinus.

### Verlauf und Verästelung der Vena cephalica.

Wenden wir uns jetzt wieder zur Vena cephalica, so müssen wir noch einen kurzen Augenblick bei der »suprainfundibularen Erweiterung« verweilen. Diese ist insofern von großer Wichtigkeit, weil sie als Organ der Druckregulation des aus den Armvenen und den Kopfsinus stammenden Blutes funktioniert. Schon Cuvier konnte an ihr Semilunarklappen nachweisen. Außerdem spricht die Lage an der Grenze des Mantels, der häufig bei starker Kontraktion, z. B. bei der Schwimmbewegung, einen Rückstau des Blutes herbeiführen könnte, für eine derartige Annahme. Von der Dorsalseite dieser Erweiterung führt noch ein kleines, unpaares Gefäß nach oben, das sich bald teilt, um in die beiden Statocysten zu treten. (Seine Besprechung erfolgt weiter unten bei der Darstellung der Art. stat.)

Nach hinten zu führt von der Suprainfundibularerweiterung zum Eingeweidesack die Vena cephalica. Sie stellt einen mächtigen Schlauch dar, der von Muskeln des Trichters und weiter hinten von Teilen des Musc. med. pall., wo derselbe in die Fasern der muskulösen Leberkapsel übergeht, überwachsen wird. Der Verlauf der Kopfvene ist zunächst genau nach hinten gerichtet; sie läuft vorn median, später biegt sie jedoch etwas nach links hinüber und legt sich dem mehr rechts verlaufenden Enddarm an. Dieser ist in der Nähe des Afters gleichfalls

fest mit der oberen Trichtermuskulatur verwachsen. An der linken Seite der Kopfvene entlang zieht der linke Visceralnerv, während der rechte auf der rechten Seite des Rectums liegt. Wir haben es hier mit einer offensichtlichen Asymmetrie zu tun, und Naefs Angabe, daß das Venensystem der ausgewachsenen Octopoden große Symmetrie und Regelmäßigkeit zeige, wenn auch nur vortäusche, kann ich nicht bestätigen. Ihm gebührt aber das Verdienst, zum ersten Male darauf hingewiesen zu haben, daß diese Asymmetrie sich entwicklungsgeschichtlich erklären läßt und nicht lediglich auf einer Verschiebung durch den Enddarm beruht. Er wies nämlich nach, daß der rechte Hohlvenenschenkel frühzeitig obliteriert, und daß die Ähnlichkeit im Verlaufe der Hauptvenen bei ihnen und *Sepia* nur eine scheinbare sei.

Während ihres Verlaufes neben dem Rectum empfängt die Vena cephalica folgende Gefäße: Gleich bei ihrem Austritt aus der Suprainfundibularerweiterung mündet in sie median auf der Ventralseite die Hauptvene des Trichters, die Vena infundibuli propria; diese kommt von der oberen Wand des Trichters und den angrenzenden Muskelpartien des Kopfes. Am Trichterrande finden zuweilen Anastomosen statt zwischen ihr und Zweigen der weiter oben beschriebenen Venae infund. ant. (S. 543). Auch die Schleimhautpartien der Innenseite des Trichters werden von ihr vascularisiert. Auf der gleichen Höhe wie die Vena infund. propr. münden in die Kopfvene die symmetrisch zu ihr angeordneten Venae infundibuli laterales. Außer der Versorgung der hinteren Ventralseite des Trichters fällt ihnen vor allem die Vascularisierung der unteren Halsmuskeln zu. Je ein Ast greift bis zu den vordersten Teilen der Musc. depr. infund.; weitere Äste kommen von den Visceralnerven. Diese zwei Visceralnerven können zuweilen auch selbständig als eine unpaare, kleine Vene auf der Dorsalseite der Vena cephalica münden (Vena nervorum visceralium communis). Noch andre Zweige der Venae infund. lat. kommen von der oberen, hinteren Wand des Trichters und auch von den tieferen Muskelschichten seiner unteren Innenseite. — Bemerkenswert ist nun, daß während des weiteren Verlaufes der Kopfvene ziemlich häufig sehr zarte Venenpaare an die Nervi viscerales treten; dabei ist zu berichten, daß durch die asymmetrische Anlagerung der Vene an den Enddarm der rechte Visceralnerv aus seiner Lage verdrängt wird. Infolgedessen sind die vom rechten Nerv kommenden Venenästchen stets länger als die vom linken kommenden. Bei *Octopus macropus* konnte ich drei solcher Venenpaare konstatieren; bei *Eledone* treten sie nicht so zahlreich

auf. Außerdem empfangen auch die übrigen von den Seiten heranstrebenden Äste der Kopfvene kleine Stämmchen von den Nerven so besonders die etwa an der hinteren Grenze des Trichters verlaufenden Venae capsulae hepaticae inferiores. Diese versorgen die Unterseite der muskulösen Leberkapsel. Kurz hinter den eben erwähnten Venen tritt ein weiteres Gefäßpaar an die Kopfvene heran, die Venae musculi depressoris infundibuli anteriores. Wie ihr Name besagt, sind sie die jenigen Venen, welche das Blut von den vorderen Partien der Herabzieher des Trichters dem Kreislaufe zuführen.

Die Kopfvene empfängt bei ihrem Verlaufe an der Leberunterseite in deren Mitte etwa die senkrecht von oben her die muskulöse Leberkapsel durchbohrende, unpaare Vena hepatica. Sie stellt einen mächtigen, aber kurzen Schlauch dar, der durch die Vereinigung zahlreicher im Inneren der Leber baumartig verzweigter Gefäße zustande kommt.

Irrige Ansichten älterer Autoren schreiben in Unkenntnis der eigentlichen Vena hepatica der später zu besprechenden Vena pancreatica die Rolle eines Lebergefäßes zu. — Bemerkenswert ist, daß das Lumen der Lebervene trotz ihrer Dimension beim Eintritt in die Kopfvene als sehr eng oder eingeschnürt bezeichnet werden muß, was nur aus der Beobachtung zu erklären ist, daß am lebenden Tiere peristaltische Bewegungen der Kopfvene nach den Kiemenherzen zu stattfinden. Unter diesen Umständen wäre ein großes Lumen nicht am Platze, weil dann von den Armen kommendes Blut in größeren Mengen in die Lebervene dringen könnte. Um eine Beeinträchtigung der Circulation in der Leber auszuschalten, muß ein derartiger Zustand vermieden werden.

In ihrem weiteren Verlaufe zeichnet sich die Kopfvene dadurch aus, daß ein vielfach perforiertes Längsseptum in ihr auftritt, welches ihr schon äußerlich ein mehr bandartiges Aussehen verleiht. — Bald nach dem Eintritt der Lebervene empfängt sie an ihrer Unterseite noch zwei Venen: erstens die Vena analis und zweitens die Vena musc. med. pall. Die erstere, asymmetrisch auf der rechten Seite mündend, ist ein nicht unbedeutendes Gefäß, das venöses Blut vom vordersten Teile des Enddarms, vom Ausführgang des Tintenbeutels und Teilen des Mittelmantelmuskels bringt. Die Gefäßverzweigung auf dem Enddarm ist von äußerster Feinheit und rührt im allgemeinen von drei Venen her. Zuvorderst sind es zwei Zweige der eben genannten Vena analis, weiter hinten, etwa in seiner Mitte tritt ein Zweig der Vena musc. med. pall. an ihn heran. Sein hinterer Abschnitt wird

von Ästen der später zu besprechenden Vena rectalis bedeckt. Die Vena analis empfängt außer den erwähnten Enddarmgefäßen noch die Tintengangvene, die das Blut sowohl des vorderen, in den After mündenden Teils des Ausführganges der Tintendrüse bringt, und ihm gleichzeitig bis tief in die Leber hinein folgt. Kurz vor ihrem Eintritt in die Vena cephalica wird von der Analvene noch ein ansehnlicher Stamm aufgenommen, der von den vordersten Partien des Mittelmantelmuskels kommt, und den ich wegen seiner Lage Vena pallialis media nenne. Nach hinten zu ist diese Vene nur ein kurzes Stück zu verfolgen; nach vorn zu ist ihr Verbreitungsgebiet aber ein ziemlich ausgedehntes. In der Furche, die von den beiden Teilen des Musc. med. pall. gebildet wird, läuft ein kleiner Zweig von hinten aus der Tiefe des Mantels. Die Vascularisation des Muskels selbst und der umliegenden Partien des Mantels wird aber von der Vena musc. med. pall. besorgt. Neben dem schon erwähnten Ast, der im Dienste des Enddarms steht, münden in diese Vene noch die folgenden Gefäße. (Fig. 5 auf Taf. XIX.) Vom hinteren Körperpole, d. h. vom rudimentären Sipho her, kommt ein solches, das wegen der Ähnlichkeit seines Verlaufes und seiner Funktion mit dem gleichnamigen Gefäße bei Decapoden Vena siphonalis inferior genannt wird; später müssen wir noch eines ähnlichen Gefäßes Erwähnung tun, das auf der Dorsalseite verläuft und dieselbe Funktion aufzuweisen hat, die Vena siphonalis superior. Beide Gefäße bilden an der hinteren Körperspitze einen gemeinsamen, anastomosenarmen Siphonalplexus. — Die Hauptmasse der Vena musc. med. pall. setzt sich aber aus Gefäßen zusammen, die Blut von den beiden Teilen des Mittelmantelmuskels, besonders von dessen hinteren und seitlichen Partien bringen. Noch ist einer namentlich bei *Octopus macropus* auftretenden Vene Erwähnung zu tun. Die schon weiter oben angeführte, rechte Vena musc. depr. infund. empfängt außer Zweigen vom rechten Visceralnerven auch noch einen kleinen, dreigeteilten Ast vom Rectum, die Vena analis superior. Bei *Eledone* ist dieses Gefäß ein Zweig der Vena analis selbst; es empfiehlt sich deshalb diese letztere bei *Octopus macr.* als Vena analis propria zu bezeichnen.

Kurz bevor nun die Vena cephalica in ihre beiden Schenkel zerfällt, d. h. gleichzeitig an ihrer Eintrittsstelle in den Harnsack, mündet in dieselbe median von unten die kleine zweigeteilte Vena renalis. Der Verlauf dieses Gefäßes ist der folgende: Von der Basis jeder Kieme zieht ein Ast nach der Mitte zu auf dem vorderen Harnsackrand, wo jeder mehrere kleine Zweige von der dorsalen Wand der Harnblase empfängt; in der Mediane angelangt, biegt jeder abermals nach hinten

um und geht ein kurzes Stück der Arteria pall. med. parallel. Gleich darauf vereinigen sich beide Äste und münden in die Kopfvene. Während nun die Vena renalis auf der Ventralseite einmündet, geht in derselben Höhe, aber auf der Dorsalseite ein anderes Gefäß von bedeutend größerer Dimension in sie, die Vena pancreatica. Weder Blainville noch Vigelius (Lit.-Verz. Nr. 54), dem wir eine ausgezeichnete Arbeit über das Pancreas der Cephalopoden verdanken, haben dieses Gefäßes Erwähnung getan. Während der letztere eine genaue Darstellung der Gefäße der Gallengänge bei Decapoden gegeben hat, übergeht er die Vascularisation des Pancreas bei Octopoden völlig. Ich habe deshalb dem Pancreas erhöhte Aufmerksamkeit geschenkt, und kann den Angaben von Vigelius das Folgende hinzufügen. Was die topographischen Verhältnisse dieses Organs anbetrifft, so ist zu erwähnen, daß ich das Vorhandensein einer »seichten, longitudinalen Furche« in seiner Mitte nicht konstatieren konnte; im Gegenteil macht das Pancreas an frischem Material den Eindruck großer Einheitlichkeit. Über die Blutgefäße des Organs hat er nur eine unklare Vorstellung; daß ihm aber die Vena pancreatica unbekannt war, erhellt besonders daraus, daß er meint, Zweige der Lebervenen träten »vielleicht ausnahmslos am Ende zwischen den Ursprungsstellen der Lebergänge« ein. Dahingegen hat Girod (Lit.-Verz. Nr. 16) bei der Beschreibung der Gefäße des Tintenbeutels auf das Vorhandensein einer dem Pancreas und dem Tintenbeutel gemeinsam angehörigen Vene hingewiesen. Dem ist nun in der Tat so. —

Die Endverzweigungen der Vena pancreatica stellen ein engmaschiges Netzwerk dar, das die Drüsenzellenkomplexe des Organs umgibt. Auf Schnitten durch venös injiziertes Material konnte ich konstatieren, daß das Gefäßnetz des Pancreas bedeutend kleinere Maschen aufzuweisen hat, als das in der Leber vorhandene. An der Grenze beider Organe finden zuweilen Anastomosen zwischen Endverzweigungen der Vena hepatica und Vena pancreatica statt. Das Blut, das die Drüsenkomplexe des Pancreas umflossen hat, sammelt sich in größeren Stämmen, die öfters lacunär anschwellen und häufig anastomosieren. In der Gegend der Ursprungsstelle der Gallengänge finden sich zwei derartige, »wandungslose« Blutlacunen, die die Ausführgänge dieses Organs fast bis zu ihrem Austritte aus dem Diaphragma begleiten. Möglicherweise treten diese lacunären Fortsätze sogar in Kommunikation mit dem später zu besprechenden Sinus venosus mesentericus. Ich konnte dies nicht genau feststellen, da die topographischen Verhältnisse dieser Region (an der hinteren Bauchseite

der Leber) äußerst kompliziert sind. Die Vena pancreatica tritt nämlich gerade an der Stelle aus dem Pancreas aus, wo die Arteria pancreatica eintritt und die Gallengänge das Pancreas verlassen. Wenn man nun noch bedenkt, daß die Gallengänge nach kurzem Verlaufe in die Höhle, die das Spiralcöcum enthält, münden, so kann man sich einigermaßen vorstellen, mit welcher Sorgfalt man bei der Präparation vorgehen muß. Wie schon gesagt, liegt der Vena pancreatica noch die Funktion der Vascularisation des Tintenbeutels ob. Schon den ältesten Autoren, wie Cuvier, war bekannt, daß bei Octopoden im Gegensatz zu den Decapoden die Tintendrüse in die Leber eingekeilt ist, und Blainville wußte, daß sich jene hinten dem Pancreas anlege. Leber, Tintenbeutel und Pancreas bilden zusammen einen ovoiden Körper, der nur oben an seiner hinteren Seite eine Einbuchtung zeigt, in die sich der Sinusteil (S. 563), der den Kaumagen enthält, hineinlegt. Der Tintenbeutel ist folglich nach Entfernung der Leberhäute, nur von seiner ventralen Fläche aus sichtbar; nach dem Innern der Leber zu ist er convex nach oben gewölbt. Durch diese Lage wird bedingt, daß die Venen der Tintendrüse von hinten an diese herantreten. Girod hat den Verlauf dieser Gefäße genau beschrieben; es erübrigt sich deshalb, ihren Verlauf hier zu schildern, da ich Girods Ausführungen nichts hinzuzufügen habe. Die Venen der Tintendrüse verlaufen nach hinten, treten ins Pancreas und sammeln sich dort zu zwei Gefäßen, die in die Lacunen, welche die Ductus hepatici umgeben, münden. Von diesen zieht ein gemeinsamer Stamm nach unten, die Vena pancreatica, die zunächst die Argentea der Leber durchbohrt, dann das das Rectum umgebende Bindegewebe median von ihm durchquert, um schließlich vorn auf dem Kamm des die beiden Harnsäcke trennenden Septums nach der Kopfvene, in die sie mündet, zu ziehen.

Gleich nachdem die Vena cephalica die Vena pancreatica aufgenommen hat, teilt sie sich in ihre beiden Schenkel, die Venae cavae. Naef (Lit.-Verz. Nr. 47) hat darauf hingewiesen, daß diese Hohlvenen der Octopoden nicht mit denen von *Sepia* zu homologisieren sind. Entwicklungsgeschichtlich läßt sich nämlich zeigen, daß die Ähnlichkeit im Verlaufe der Hauptvenen beider nur auf einer Analogie beruht, daß vielmehr ein schwaches Gefäß, das bei Sepioliden eine untere Kommunikation der Hohlvenenschenkel vermittelt, bei den Octopoden stark entwickelt ist, während der eigentliche, rechte Vena-cava-Schenkel frühzeitig oblitteriert. Bei den oegopsiden Decapoden sehen wir etwas Ähnliches; nur oblitteriert dort der linke Vena cava-Schenkel.

Die Venae cavae tragen während ihres ganzen Verlaufs sogenannte Venenanhänge. Schon Autoren, die sich vor Cuvier mit der Anatomie von *Octopus* beschäftigten, haben dieser Organe Erwähnung getan. Nur hat es lange gedauert, bis man die Funktion dieser Organe richtig zu beurteilen verstanden hat. Cuvier spricht von ihnen, sie seien «des espèces de poumons». Van Beneden hält die Venenanhänge für Wasser aufnehmende Organe; erst Mayer wies auf ihre Ähnlichkeit mit dem Bojanusschen Organ der Acephalen hin. Die Vermutung Mayers, daß die Venenanhänge in ihrer Funktion den Nieren ähneln, wurde zuerst von Harless (Lit.-Verz. Nr. 22) bestätigt. Milne-Edwards war sich aber über die Funktion dieser Organe noch nicht ganz klar, und erst Vigelius (Lit.-Verz. Nr. 52) führte einwandfrei den Nachweis, daß es sich um Excretionsorgane handele, was wenige Jahre später auch physiologisch durch Solger (Lit.-Verz. Nr. 51) und Kowalewsky (Lit.-Verz. Nr. 33) bestätigt wurde.

Die Venenanhänge sind demnach Harn ausscheidende Organe, die mittels eines Lumens mit der Hohlvene in Verbindung stehen. Die Gefäßverzweigung innerhalb eines jeden Venenanhanges ist baumförmig. Vigelius hat genaue Angaben über die Vascularisation dieser Organe gegeben; ich verzichte deshalb auf ihre nochmalige Beschreibung. — Ein wesentlicher Unterschied besteht in bezug auf die Excretionsorgane zwischen Decapoden und Octopoden darin, daß bei den ersteren auch die Mantelvenen und Abdominalvenen, ferner die Genitalvene und die Vena mesenterica während ihres Verlaufes durch den Harnsack Venenanhänge tragen. Bei den Octopoden ist die Zahl der den Harnsack passierenden Venen bedeutend geringer. Nicht einmal die Venae palliales gehen bei ihnen durch den Harnsack. Bei den Decapoden wird dem Blute also mehr Gelegenheit gegeben, Excrete auszuscheiden, als bei den Octopoden.

Mit ihrer oberen Wand stehen die Hohlvenenschenkel mit der dorsalen Innenwand des Harnsacks in fester Verbindung; sie tragen nur an ihrer freien Wand die im Harnsacke »flottierenden« (Vigelius) Anhänge. Jeder Hohlvenenschenkel verläuft halbkreisförmig zum Kiemenherzen. Der Harnsack der Octopoden ist durch ein Longitudinalseptum in zwei ziemlich gleich große Abschnitte zerlegt (Grobben, Lit.-Verz. Nr. 17); jeder der beiden Venenschenkel gehört zu einem der beiden Harnsackabschnitte. Jede Harnsackkammer hat nach oben zu eine mit ihr in offener Kommunikation stehende Nebenkammer. Durch diese verlaufen zwei mächtige Gefäße, die Venae mesentericae, von Milne-Edwards »Peritoneal-

tuben«[1] genannt. Diese sind im Gegensatz zu den Hohlvenenschenkeln während ihres Verlaufes nirgends mit der Harnsackwand in fester Verbindung, sondern tragen ringsherum Venenanhänge. Cuvier (Lit.-Verz. Nr. 12) hatte von diesen »Peritonealtuben« eine falsche Vorstellung; er schreibt, daß der »branche accessoire du côté droit« Blutgefäße vom Darm, Leber und Hoden sammele, während die linke Tube Zweige vom Magen und den benachbarten Partien des Oesophagus empfange. Delle Chiaje (Lit.-Verz. Nr. 8) bildete aber schon sehr richtig diese Gefäße ab und zeigte, daß sie in den großen Rückensinus münden. Als Venae cavae anteriores wurden sie im Verlaufe der ersten Hälfte des vergangenen Jahrhunderts bezeichnet, bis Milne-Edwards darauf hinwies, daß es sich bei den »Peritonealtuben« gar nicht um eigentliche Venen handele, sondern daß sie Teile der »Leibeshöhle« darstellten. Dem kann ich aber nur teilweise zustimmen. Während des Verlaufs der »Peritonealtuben« außerhalb des Harnsacks zeigt ihre Wand allerdings den Charakter eines »Peritonealendothels«; während des Verlaufes durch den Harnsack aber ist die »Peritonealtube« ein echtes Gefäß; das geht schon aus dem Behang mit Excretionsorganen hervor. — Seltsam ist, daß Meyer (Lit.-Verz. Nr. 41) trotzdem er Milne-Edwards kannte, die »Peritonealtuben« bei Opisthoteuthis als »Venae hepaticae« bezeichnet. Die Tuben haben mit der Leber nicht das Geringste zu tun, sondern stellen lediglich eine Kommunikation zwischen Hohlvenensystem und dem später noch genau zu beschreibenden Sinus venosus mesentericus her (was Meyer auch für möglich hält). Die »Peritonealtuben« münden mit relativ engem Lumen in die Hohlvenenschenkel. Ihre Eintrittsstelle befindet sich ungefähr am Übergang vom vorderen zum mittleren Dritteil jedes Schenkels.

Etwas weiter hinten, da wo die Hohlvenenschenkel mit der dorsalen Innenwand des Harnsacks verbunden sind, tritt aus jedem der beiden je ein kleines Gefäß aus, das die Harnsackwand selbständig durchbohrt und schräg nach hinten-oben der Mediane zustrebt. Das sind die Venen der Unterseite des arteriellen Herzens, die Venae cordis inferiores. Sie sammeln das Blut der ventralen Wand und der linken Hälfte der Dorsalwand des Herzens; auch Teile der Venae branchiales werden von diesen Herzvenen versorgt. Kleine Zweige dieser Gefäße kommen ferner von der Aorta cephalica, der Aorta posterior und von

[1] Der Name »Peritonealtube« (tube peritonéal Milne-Edw.) kann leicht zu Verwechselungen Anlaß geben, da man unter »Peritoneum« gemeinhin das Endothel des Cöloms versteht; der Name »Venae mesentericae (Naef)« ist morphologisch einwandfrei.

der oberen Harnsackwand. — Außer den zwei paarigen Herzvenen fand ich noch eine unpaare auf der Unterseite des arteriellen Herzens verlaufende Vene, die die Mitte des Herzens vascularisiert, und in den linken Cavaschenkel mündet. Sie ist sehr klein und scheint nur ein selbständig gewordener Ast der Vena cordis inf. sin. zu sein. Dies Verhalten habe ich mehrmals bei *Eledone* konstatieren können, während ich es bei den eigentlichen Octopoden nicht vorfand. (Dies Gefäß ist die Vena cordis accessoria; Fig. 15, Taf. XXI.)

Ohne, außer den gleich zu beschreibenden Mantelvenen, noch weitere Gefäße aufzunehmen, mündet jede Hohlvene in das zugehörige Kiemenherz. Ihr Eintritt in dasselbe wird durch zwei, schon von Cuvier beschriebene, mützenförmige (»mitrales«) Klappen umsäumt.

### Die Mantelvenen.

Bevor wir nun an die Darstellung des Kiemenherzens selbst herangehen, möchte ich noch auf die Venae palliales aufmerksam machen, die in die Venae cavae kurz vor ihrem Eintreten in die Herzen münden. Ihrem Verlaufe nach unterscheiden sich die Venae palliales der Octopoden nur wenig von jenem der Decapoden. Bemerkenswert ist nur, daß sie überhaupt nicht den Harnsack durchqueren. Hieraus ist auch gut zu verstehen, weshalb sie im Gegensatze zu den morphologisch gleichwertigen Gefäßen der Decapoden keine Venenanhänge tragen. Ihre Mündung liegt vorn am Hohlvenenschenkel, der an dieser Stelle schon den Harnsack verlassen hat.

Bei meiner Darstellung des Verlaufes der Vena pallialis folge ich der der Circulation entgegengesetzten Richtung. Kurz nach ihrer Mündung zieht sie am Kiemenherzen lang zunächst nach vorn, unterhalb der Ampulle der Pericardialdrüse. Vorn an der Kiemenbasis angelangt, biegt sie nach außen um und nimmt ein kleines Gefäß auf, das von der ventralen Harnsackwand kommt und von hinten nach vorn verläuft. Wegen der Richtung, die dieses Gefäß einschlägt, halte ich es für möglich, daß wir es mit der hier rudimentär gewordenen Vena abdominalis der Decapoden zu tun haben. Während diese Abdominalvenen sich dort, besonders im weiblichen Geschlecht wegen der Versorgung der Nidamentaldrüsen und ihrer Accessoria, zu mächtigen Gefäßen entwickeln, handelt es sich bei den Octopoden nur um schwache Nebengefäße. Der komplizierte Drüsenapparat fällt bei ihnen ja völlig weg; außerdem entbehrt der Octopodenkörper der gewaltigen Längsstreckung, wie sie bei Decapoden häufig zu beobachten ist. Eine starke Abdominalvene ist bei den Octopoden völlig

entbehrlich, weil ja schon Zweige der Mantelvenen bis in die hintersten Zonen des Mantels reichen. (Auch die der Kopfaorta an Größe fast gleich zu nennende Aorta posterior der Decapoden erfährt bei den Octopoden eine ähnliche Reduktion.)

Der Ramus abdominalis der Mantelvene verläuft also auf der Unterseite jedes Harnsackes nach vorn, biegt an deren vorderem Rande angelangt, nach hinten um und ergießt sich in den Hauptstamm der Vena pallialis an dessen vorderer, unterer Wand. Kurz nach der Einmündung dieses Ramus abdominalis in die Mantelvene nimmt sie ein weiteres Gefäß auf, den Ramus pericardialis. Dieser mündet auf der Dorsalseite der Vene und empfängt die folgenden Gefäße. Zunächst eins, das den Visceralnerv ungefähr von der Höhe der Austrittsstelle der Vena analis aus der Kopfvene an bis zum Kiemenganglion begleitet; dieser Ast nimmt, dort angekommen, einen Zweig auf, der vom Endabschnitt des Ausführganges der Geschlechtsprodukte kommt. Im männlichen Geschlechte fehlt wegen der einseitigen Ausbildung des Penis auf der rechten Seite dieser Ast. Die Richtung des Ramus pericardialis ist vom Kiemenganglion aus gesehen schräg nach hinten-außen; während dieses Verlaufes nimmt er noch ein venöses Gefäß auf, das je einen Ast vom hinteren Teile der Vena branchialis und vom Wasserkanal empfängt. Kurz vor seiner Einmündung in die Vena pallialis schließlich erhält er noch einen Zweig von der Ampulle des Wassergefäßsystems (Krohn, Lit.-Verz.Nr. 34), d. h. des die Pericardialdrüse umschließenden, »flaschenförmigen« (Grobben) Teiles der rudimentären Visceropericardialhöhle.

Die Vena pallialis legt sich nunmehr der oberen Rundung des Kiemenherzens an und gibt bald einem weiteren Gefäße die Entstehung, dem Ramus gonoducalis, der, wie der Name sagt, den Ausführgang der Geschlechtsprodukte versorgt; dieser ist besonders dadurch interessant, daß er in den beiden Geschlechtern sehr verschieden ist. Im weiblichen Geschlechte ist er auf beiden Seiten gleich stark entwickelt; im männlichen hingegen tritt er rechts überhaupt nicht auf, es existiert auch nicht der geringste Hinweis darauf, daß er rückgebildet sein könnte. Der rechte (rudimentäre) Wasserkanal wird beim Männchen von den schon genannten Zweigen des Ramus pericardialis versorgt. Auf der linken Seite ist der Ramus gonoducalis auch beim Männchen ausgebildet, zeigt aber längst nicht die Größe und das Verbreitungsgebiet wie die gleichnamige Vene im weiblichen Geschlecht. Vom Ramus gonoducalis werden beim Männchen nur die außerhalb der Gonadenhöhle liegenden Teile des Geschlechtsweges

vascularisiert, während die innerhalb der Hodenkapsel liegenden Organe, die NEEDHAMsche Tasche, der Spermatophorenrangierapparat, das Vas deferens und die Samendrüsen (MARCHAND, Lit.-Verz. Nr. 39) von Zweigen der Vena genitalis selbst versorgt werden. Beim Weibchen, wo die Genitalverhältnisse bedeutend einfacher sind, folgt der Ramus gonoducalis den Geschlechtswegen bis tief in die Kapsel der Keimdrüse hinein. Er geht nach hinten, indem er sich in die Furche legt, die median vom Oviduct und vom Wasserkanal gebildet wird, und empfängt einen kleinen Zweig, der die vordersten Partien des Eileiters versorgt. Der Wasserkanal wird auf dieser Höhe noch von Zweigen des Ramus pericardialis vascularisiert. Der Geschlechtsgangvene weiter nach hinten folgend, findet man das Auftreten mehrerer kleiner, stark gewundener Gefäße, die in die Eileiterdrüsen hineinführen. Von da ab treten auch kleine Äste an den Wasserkanal; die Vene selbst tritt zwischen Oviduct und »Aquaeductus Krohni« in die Gonadenkapsel ein, wo sie an der Vascularisation des Ovars teilnimmt. (Fig. 19, Tafel XXI.)

Ist die Vena pallialis an der Außenseite der Kiemenbasis angelangt, so empfängt sie die Vena branchio-lienalis. Schon CUVIER kannte dieses Gefäß, aber nicht seine Bedeutung. Er schreibt, daß ein Ast der Vena pallialis aus dem «ligament charnu qui porte la branchie« kommt, und DELLE CHIAJE hat ihn ziemlich richtig abgebildet. Erst MAYER wies darauf hin, daß im Aufhängeband der Kieme die sogenannte Kiemenmilz eingebettet liegt. JOUBIN (Lit.-Verz. Nr. 29) hat als erster diesem Gefäße größere Aufmerksamkeit geschenkt. Um so bedauerlicher ist, daß SCHAEFER die Vene dieser Blutdrüse für ein vom Kiemenherz kommendes, zuführendes Gefäß hält (»Vas aff. bldr.«). Wenn man SCHAEFERS Angaben über dies Gefäß durchliest, fragt man sich unwillkürlich nach der Bedeutung des Gefäßastes, der nach »dem das Sternganglion tragenden Teile des Mantels« zieht; wozu soll denn das venöse Blut dahingebracht werden? — Das Vas afferens der Blutdrüse SCHAEFERS ist ihr Vas efferens. SCHAEFER ist wahrscheinlich durch die falsche Abbildung HUNTERS, die sogar noch in die zweite Auflage von CLAUS-GROBBENS Lehrbuch der Zoologie aufgenommen wurde, irregeleitet worden. Auch in LANGS Lehrbuch (Lit.-Verz. Nr. 25) findet sich dieses falsche Schema. Auf ihm ist die eigentliche Kiemenarterie völlig weggelassen, und die Kiemenmilzvene an ihre Stelle gesetzt worden. Die Ansicht SCHAEFERS könnte sich nur physiologisch rechtfertigen lassen. Venöses, in der Mantelvene zum Herzen fließendes

Blut müßte durch das kleine Kiemenmilzgefäß der Blutdrüse zuströmen, dort »gereinigt«, — über die physiologische Funktion dieses Organs ist noch nichts Sicheres bekannt — dann durch Passieren der Kiemencapillaren arterialisiert und schließlich der Vena branchialis zugeführt werden. Dies Verhalten ist aber sehr unwahrscheinlich, sicher würde dann nicht nur ein so geringer Teil des Blutes die Milz durchströmen, vielmehr wäre unter einer solchen physiologischen Bedingung die Blutdrüse ebenso wie die Nieren zwischen Kiemenherz und Vena cava geschaltet. Seiner topographischen Lage nach scheint die Kiemenmilz weniger ein Organ zu sein, das das Blut »reinigt«, als ihm vielmehr notwendige Stoffe zuführt (Lit.-Verz. Nr. 11, 13, 15; Meyer nimmt für sie einen dem Kiemenherzen ähnlichen Bau an). Die Unwahrscheinlichkeit des zu Schaefers Rechtfertigung skizzierten Verhaltens wird noch besonders dadurch erhöht, daß das Gefäß der Blutdrüse spitz, und nicht stumpfwinkelig in die Mantelvene mündet. — Die Kiemenmilzvene durchsetzt die Blutdrüse in ihrer ganzen Länge. Joubin und Schaefer haben ihren Verlauf eingehend geschildert; ich sehe deshalb von einer nochmaligen Darstellung dieser Verhältnisse ab.

Hat die Vena pallialis die Kiemenmilzvene aufgenommen, so steigt sie im Eingeweidesack ein kurzes Stück nach oben, um dann sofort nach hinten umzubiegen. Ist sie in dieser Richtung etwa bis zur hinteren Rundung des Kiemenherzens gekommen, so empfängt sie einen mächtigen Ast, der aus der Tiefe des Mantels emporsteigt und das Blut des weitaus größten Teiles des Mantels sammelt. Zwischen den beiden Hauptmuskellagen des Mantels breitet sich ein von diesem Ramus superior venae pallialis gebildetes Venennetz aus. Sein Verbreitungsgebiet erstreckt sich über die ganzen oberen und äußeren Partien des Mantels. Ein anderer Teil dieser Vene dringt ganz bis zur Oberfläche durch und gibt der Vena subcutanea posterior die Entstehung. Jede der beiden hinteren Hautvenen setzt sich aus drei radiär verlaufenden Zweigen zusammen, einem vorderen, einem hinteren und einem unteren (s. Fig. 8 auf Taf. XIX).

Die Durchbruchsstelle des Ramus superior durch den Mantel findet unmittelbar am rudimentären Schulp (*Eledone*) jeder Seite statt. Die Gefäße, die in der bindegewebigen Zone zwischen den Mantelmuskellagen verlaufen, verästeln sich reichlich und bilden auf der Höhe des Rückens zuweilen Anastomosen mit Zweigen der symmetrisch gelegenen Gefäße. Die Annahme eines Plexus dorsalis mancher Autoren (Williams für *Loligo Pealii*) ist deshalb auch für Octopoden gerecht-

fertigt. Mehr als drei bis vier solcher Anastomosen habe ich aber nie konstatieren können.

Nach Abgabe des oberen Astes macht die Hauptmasse der Vena pallialis ein scharfes Knie und geht rückläufig nach vorn. An diesem Knie empfängt sie einen kleinen Ast, den Ramus posterior, der unterhalb der epithelialen Auskleidung der Mantelhöhle nach hinten verläuft. Der übrige, bei weitem stärkere Teil der Mantelvene behält die Richtung nach vorn bei und nimmt drei weitere Gefäße auf. Zwei von ihnen, der Ramus lateralis und der Ramus stellatus, dringen wie der Ramus superior in die tieferen Schichten des Mantels ein, entbehren aber der Äste, die bis an die Oberseite gelangen. Sie repräsentieren also reine Muskelgefäße, die sich mit dem Ramus superior in die Vascularisation der oberen und äußeren Partien des Mantels teilen. Der Ramus stellatus kommt von vorn aus der Gegend des Sternganglions; seine letzten Ausläufer dienen diesem Ganglion und den von ihm ausgehenden Nerven teilweise zur Vascularisation. Der Ramus lateralis mündet in den Stellarast, von außen her, ein; etwa an derselben Stelle, aber von der Innenseite her, empfängt dieser noch einen dritten Ast, den Ramus visceralis. Dieser durchbohrt den Musc. depr. infund. unweit seiner Insertionsstelle; an zwei Stellen tritt der Ramus visceralis an der Oberseite des Muskels wieder heraus, nachdem er jenen versorgende Gefäße aufgenommen hat, und zieht weiter nach vorn. Er legt sich der Oberseite der muskulösen Leberkapsel an, und seine Funktion besteht in der Hauptsache darin, die der Leber oben aufliegenden Häute zu vascularisieren.

Bei den Octopoden findet sich oberhalb der Leber ein Teil der Mantelhöhle; die Leberkapsel ist deshalb von einem Deckepithel überzogen, das besonders durch das Auftreten von Chromatophoren interessant wird. Was diese hier in der oberen Mantelhöhle zu besorgen haben, konnte ich mir nicht erklären (s. Textfig. 9). Ich fand in der Literatur auch keine diesbezüglichen Angaben. (Ein ähnliches Auftreten von Chromatophoren in größerer Tiefe konnte ich auch unter der die Arme außen umgebenden Haut konstatieren. Auch dieses Verhalten ist mir bisher rätselhaft geblieben.) — Unter dieser Chromatophorenhaut und oberhalb der muskulösen Lage der Leberkapsel verlaufen nun die Endverzweigungen des Ramus visceralis ven. pall. Auch hier wieder treten unter den paarig nach der Höhe des Rückens ziehenden Gefäßen und deren Zweigen häufig Anastomosen auf, die man besonders oft weit vorn in der Nähe der Kopfnackenmuskulatur antrifft. Weitere Zweige des visceralen Astes der Mantelvene

kommen von den angrenzenden Partien des Musc. depr. infund. (Eine einheitliche Vena musc. depr. infund. superior, im Gegensatze zu der in die Vena cephalica mündenden Vena musc. depr. infund. inferior, konnte ich nur bei *Octopus macropus* finden; doch könnte in diesem Falle ein derartiges Verhalten individuell zu sein.) — Noch andere Äste der Vena visc. kommen von einem Muskel, dessen hier Erwähnung getan werden muß, weil ich ihn meines Wissens nirgends in der Literatur angegeben fand. Er inseriert an der Innenfläche des Mantels, unmittelbar oberhalb der Insertionsstelle des Herabziehers des Trichters, und geht nach der Mediane zu, um in die Fasern der muskulösen Leberkapsel auszulaufen. —

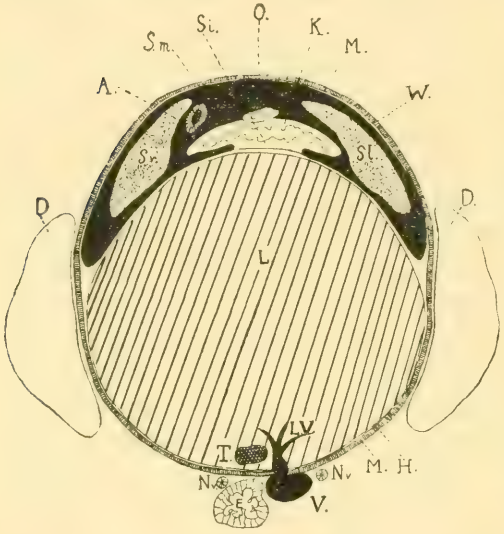
### Venae mesentericae und Sinus mesentericus.

Nachdem wir nunmehr den Verlauf der Venae cephalica und pallialis besprochen haben, wenden wir uns jetzt den schon erwähnten »Peritonealtuben« zu. Wie schon gesagt, münden diese in die Hohlvenenschenkel am Ende des vorderen Drittels jedes derselben. Jede der Peritonealtuben läuft zunächst, von der Hohlvene aus gesehen, durch die dorsale Nebenkammer jedes Harnsacks, um dann dessen obere Wand zu durchbohren. Bis dahin tragen sie ringsherum Venenanhänge, stehen also nirgends mit der Harnsackwand in fester Verbindung. Während ihres Verlaufes beschreibt jede von ihnen eine ungefähr S-förmige Kurve, indem jede zuerst nach vorn zieht, um dann nach hinten umzubiegen. Haben sie die Harnsackwand durchbrochen, so wenden sie sich nach vorn und innen. Auf der Höhe des Eingeweidesacks angelangt, treten sie an den großen, venösen Rückensinus heran, um in ihn zu münden. Die außerhalb des Harnsacks liegenden Teile der »Peritonealtuben« variieren zuweilen in ihrem Verlaufe und sind asymmetrisch ausgebildet. Dies Verhalten erklärt sich aus der rechtsseitigen Lage der Aorta cephalica. Diese zieht, wie später noch genauer erörtert werden wird, im Bogen von der rechten Herzhälfte nach vorn-oben zu und legt sich außen fest an den großen Sinus an. Dicht an die Kopfaorta angepreßt, verläuft nun noch weiter außen die rechte »Peritonealtube«. Bevor wir jedoch auf die Austrittsstellen der Tuben aus dem Sinus hinweisen, empfiehlt es sich, erst eine genaue Topographie des Sinus selbst zu geben. Delle Chiaje hat an der Hand einer sehr schematisierten Zeichnung die erste Darstellung von diesem Sinus gegeben. Als erster hat er gesehen, daß die damals als Venae cavae anteriores bezeichneten »Peritonealtuben« in ihn münden. Auch den nur teilweisen Behang mit Venenanhängen hat dieser Autor

schon richtig, den Sinus freilich nur wenig zutreffend abgebildet, indem er ihm eine bisquitförmige Gestalt gibt. Eine bedeutend genauere Darstellung dieser Verhältnisse hat dann erst MILNE-EDWARDS gegeben. Besonders sein Hinweis auf die Abteilungen, aus denen sich der große Sinus zusammensetzt, machen seine Angaben wertvoll. Der Sinus mesentericus — ich nenne ihn so, weil der weitaus größte Teil des Verdauungsapparates innerhalb desselben liegt — ist kein einheitliches Gebilde, sondern zeigt verschiedene, mehr oder weniger voneinander abweichende Abschnitte. — Der Sinus macht schon auf den ersten Blick ganz und gar nicht den Eindruck eines eigentlichen Gefäßes, sondern erweist sich bei eingehenderer Untersuchung als die eigentliche primäre Leibeshöhle. Darauf hat MILNE-EDWARDS schon mit Recht hingewiesen. Er war auch der erste, der die vordere Kommunikation des Sinus mesentericus mit dem Buccalsinus erwähnte. Über die einzelnen Abschnitte des Sinus aber hat indessen MILNE-EDWARDS manch fehlerhafte Angaben gemacht; wenn man aber bedenkt, wie kompliziert die Verhältnisse liegen und wie schwer die in ihm eingebetteten Organe instruktiv freizulegen sind, wird man die von dem genannten Forscher begangenen Fehler milder beurteilen. Zwar hat er schon eine Einteilung des Sinus in mehrere Abschnitte in Vorschlag gebracht, ohne sie indessen vollständig durchzuführen. Auch über die Mündungsstellen der »Peritonealtuben« in den großen Rückensinus hat EDWARDS nur annähernd richtige Angaben gemacht. Trotzdem bedeutet seine Arbeit einen gewaltigen Fortschritt gegen die DELLE CHIAJES.

Der also die eigentliche primäre Leibeshöhle darstellende Sinus venosus mesentericus (das Schizocöl der octopoden Cephalopoden) besteht nach meinen Untersuchungen aus drei Abschnitten. Diese sind aber nicht mit den drei von MILNE-EDWARDS angegebenen identisch, insofern er als die drei mit Blut erfüllten Räume der (primären) »Leibeshöhle«, einerseits den Buccalsinus, weiterhin den oben erwähnten Ductus Edwardsi und endlich den Mesenterialsinus betrachtet. Der letztere zeigt nun seinerseits drei gesonderte Abschnitte: einen vorderen (Pars anterior s. salivalis) einen mittleren (Pars media s. gastrica) und einen hinteren Teil (Pars posterior s. coecalis). — Jeder Teil ist gegen den anderen durch je ein Transversalseptum getrennt, deren Besprechung ich weiter unten geben werde. Zunächst wende ich mich zum vordersten Abschnitte des Sinus. Dieser ist der weitaus größte und fällt durch seine eigentümliche Gestalt am meisten in die Augen. Er entspricht auch ungefähr dem Teil, den DELLE CHIAJE abbildete.

Für den vorderen Teil des Sinus mesentericus ist charakteristisch, daß er sich nach hinten zu verjüngt. Dieses Verhalten wird einerseits durch die Verjüngung des Kropfes nach hinten bedingt; anderseits dadurch, daß die (hinteren) Speicheldrüsen nicht soweit nach hinten reichen. Da sich die Unterseite des Sinusteils der Rundung der Leber anpaßt, kann es nicht Wunder nehmen, daß er sich da, wo er seine größte Ausdehnung besitzt, ganz vorn am Kopfe also, auch am weitesten nach unten wölbt. Er umgreift also die Leber von oben her; ganz vorn reicht er so fast bis zu den Lateralseiten dieses Organs. (Man vergleiche hierzu Textfig. 8.)




**Textfig. 8.**

Schematischer Querschnitt durch den vorderen Teil (Pars salivalis) des Sinus mesentericus, etwa auf der Höhe der Lebermitte. (Man vergleiche hierzu die Tafelabbildung des Venensystems, XIX, 1 und 2 oder S. 538/39). Blut schwarz. Zeichenerklärung: *A*, Aorta cephalica; *D*, Musculi depressores infundibuli; *E*, Enddarm; *H*, häutige Leberkapsel; *K*, kropfartige Erweiterung des Oesophagus.; *L*, Leber; *LV*., Lebervene; *M*, muskulöse Leberkapsel; *N.v*, Nervi viscerales; *O*, Oesophagus; *S.m*, Sinus mesentericus; *S.i*, Septum ingluviei; *S.l*, *S.r*, linke, bzw. rechte, hintere Speicheldrüse; *T*, Tintendrüsengang; *V*, Vena cephalica; *W*, dorsale Wand des Sinus mesentericus; *L.i*, Septum ingluviei.

Die Form der Pars salivalis wird hauptsächlich durch die Gestalt der hinteren Speicheldrüsen, die ebenso wie der vorderste Teil der Aorta cephalica und der Oesophagus mitsamt seiner kropfartigen Erweiterung in ihm liegen, bedingt. Dieser Teil (Fig. 4, auf Taf. XIX) weicht wegen der verschiedenen Gestalt der Speicheldrüsen bei den einzelnen Formen in seinem Habitus auch am meisten voneinander ab. Die beigegebene Tafel gibt ein Bild dieser Unterschiede; wir sehen, wie dieser vordere Sinusteil bei *Eledone* ungefähr trapezförmig, bei *Octopus vulgaris* mehr rund und endlich bei *Octopus macropus* langgestreckt ist. Die die Form des Sinusteils bedingenden Speicheldrüsen haben bei *O. vulg.* ungefähr die Gestalt eines gleichseitigen Dreiecks, sind also ebenso lang als breit, bei *O. macr.* bedeutend in die Länge gezogen; bei *Eledone* schließlich übertrifft die Breite die Länge der Drüsen um ein Erheb-

liches. — Für alle drei Formen trifft indessen zu, daß dieser Teil sich nach hinten zu verjüngt. Wegen der flaschenförmigen Gestalt des Vorderteils des Sinus dürfte es zweckmäßig sein, den sich nach hinten zu verjüngenden Abschnitt »Halsteil« des Sinus zu nennen. Er wird nur von Aorta und Oesophagus durchzogen. Bei Octopus defilippi ist dieser »Halsteil« besonders langgestreckt, und hat die Pars salivalis hier Gosenflaschenform.

Gegen den bald zu besprechenden Mittelteil des Sinus ist der Vorderabschnitt durch ein Septum abgetrennt, das aber keinen völligen Abschluß darstellt, sondern durch zahlreiche weite Poren eine gute Circulation des Blutes von einem Teil zum andern gestattet. Im Gegensatz zu den nunmehr zu behandelnden Teilen des Sinus liegt der Vorderabschnitt unter der muskulösen Leberkapsel, mit der er sogar an seinem hinteren, oberen Ende eine feste Verwachsung zeigt. (Zu sehen auf Figur 3, Tafel XIX.) Muskelfasern der Leberkapsel treten von vorn an die Oberseite der den Sinus bildenden »Peritonealwand«[1] heran und gehen in sie über. An dieser Stelle weist die Leber ihre hintere Rundung auf, und hier ist die muskulöse Beschaffenheit ihrer Kapsel im Begriffe, in das membranöse Diaphragma (Cuvier) überzugehen. Zur Klärung dieser Verhältnisse scheint es mir nicht ganz unberechtigt zu sein, folgende Hypothese über die phylogenetische Entstehung dieses vordersten Teiles des Sinus mesentericus zu geben. Durch die nachträgliche Bildung des Kropfes, der vom Kaumagen aus nach vorn zu gewuchert ist, scheint es mir erklärlich, daß eine derartig weit nach vorn verlagerte »Bauchfelltasche«[1] gebildet werden konnte. Den Decapoden, nicht nur *Sepia*, sondern auch der einer muskulösen Leberkapsel teilhaftigen *Rossia*, fehlt nicht nur der Kropf, sondern auch die ihn umgebende »Peritonealtasche«[1], auch jede Andeutung an eine solche. Das Kaumagen und Spiralcöcum umgebende »Bauchfell«[1] liegt, was schon Grobben (Lit.-Verz. Nr. 17) hervorhob, bei den Decapoden diesen Organen fest auf; mittelst verschiedener »Mesenterialfalten«[1] sind sie in der Visceropericardialhöhle aufgehängt. Dies Verhalten ist zweifellos sekundär; man muß sich vorstellen, daß das primäre das bei Octopoden anzutreffende Verhalten ist, bei denen zwischen »Peritoneum« und Verdauungstractus ein

[1] Die Ausdrücke »Peritonealwand«, »Bauchfelltasche«, »Peritoneum«, »Peritonealduplikatur«, »Mesenterialfalte« usw. wurden ihrer treffenden Kürze wegen angewandt, haben aber mit den gleichnamigen Organen der Wirbeltiere morphologisch nichts zu tun. Milne-Edwards, Grobben und Lang bedienen sich ähnlicher kurzer (nicht ganz richtiger) Ausdrücke.

Hämolymphe enthaltender Raum eingeschaltet ist. Wenn man das alles in Betracht zieht, erscheint es durchaus nicht unmöglich, daß der vordere Teil des mesenterialen Sinus eine bruchsackartige Ausstülpung des »Peritoneums« durch das »Diaphragma« infolge der nachträglichen Bildung eines Kropfes (also eine Hernia diaphragmatica) sein könnte, die wegen ihrer offensichtlichen Zweckmäßigkeit vererbt wurde.

Cuvier war der erste, der darauf hinwies, daß sich in dieser vorderen »Bauchfelltasche« der Kropf befindet; diese Angabe ist von allen späteren Autoren übernommen worden. Daß der Kropf aber direkt im Sinus liege, konnte ich nie finden; mit seiner oberen Fläche wird er zwar vom Blute, das den Sinus passiert, umspült. Auf der Bauchseite aber steht er in fester Verbindung mit dem »Peritoneum« selbst, das hier der membranösen Kapsel der Leber aufliegt. Der Kropf ist demnach mittelst eines einer »Peritonealduplikatur« entsprechenden Longitudinalseptums (Septum ingluviei) am »Bauchfell« befestigt.

Während nun der Vorderabschnitt des Sinus ausschließlich der Dorsalseite angehört, rücken die beiden noch übrigen Teile mehr nach unten zu. Der den Kaumagen enthaltende Abschnitt legt sich außerhalb des Diaphragma der Leber dicht an, und zwar an der Stelle, wo sich die schon erwähnte Einbuchtung befindet, in die der Magen geradezu hineinpaßt. Bei *Eledone* ist dieser Teil etwa kugelrund; bei den echten Octopoden ist er aber mehr oder weniger ungleichmäßig ausgebildet. Allen ist aber gemeinsam, daß der Kaumagenteil des Sinus mesentericus rechts außen von der Aorta cephalica umrahmt wird; nach oben zu ist dieser Abschnitt vom subepithelialen Bindegewebe der Mantelhöhle begrenzt. Der Übergang vom mittleren zum hinteren Sinusteil läßt sich äußerlich schon dadurch erkennen, daß der Grenze entlang auf der Dorsalseite die später zu besprechende Arteria pallialis lateralis sinistra verläuft. Im Innern des Sinus wird diese Grenze durch ein Septum weitergeführt. Ebenso wie das zwischen vorderem und mittlerem Teile des Sinus mesentericus ausgespannte Septum transversum ist auch das zwischen diesem und dem hinteren Abschnitt des Sinus befindliche »Septum intragastricum« mit einer größeren Anzahl von Löchern versehen. Es repräsentiert eine den Sinus in schräger Richtung von vorn-unten nach hinten-oben durchsetzende »Mesenterialfalte«. Bemerkenswert ist noch, daß der Kaumagen innerhalb des Sinus durch kein besonderes Band aufgehängt ist, sondern nur mit Oesophagus und Spiralcöcum durch den Verdauungskanal in fester Verbindung steht.

Der letzte größere Abschnitt des Sinus mesentericus schließlich

dient dem Spiralcöcum zur Aufnahme. Nach vorn zu grenzt dieser Teil an die Hinterfläche des Pancreas, dem er sich anlegt. Nach unten wird er von der das Rectum umgebenden »Bauchfelltasche«, der Oberwand der Harnsäcke und dem arteriellen Herzen begrenzt. Die hintere Rundung des Spiralmagenteils liegt ziemlich unmittelbar der Gonade auf, und nach oben wird sowohl durch das Septum intragastricum als auch durch die vorhin schon erwähnten subepithelialen Bindegewebslagen zwischen Mantel und Eingeweidesack eine Abgrenzung geschaffen.

Der Spiralmagenteil wird noch besonders interessant durch eine in seiner Sagittalebene liegende Scheidewand, das »Septum spirale«. Dieses stellt eine Verlängerung des die Gallengänge einfassenden Ligamentes dar. Nachdem sich beide vereinigt haben, macht das vorn quergestellte Ligament eine schraubenförmige Drehung um 90 Grad, und folgt dem gemeinsamen Gallengang in der Furche, die von dem Hauptteil und dem Zipfel des Blindmagens gebildet wird. Nach oben wird das Spiralseptum durch den Kommunikationsweg zwischen Kau- und Spiralmagen, nach hinten durch den letzteren selbst, nach vorn von den Gallengängen begrenzt; nach unten schließlich weist das Septum einen freien Saum auf. Es dient dem Spiralmagen als Aufhängeband und stellt ebenso wie die andern Septa des Sinus mesentericus eine »Peritoneal«-Duplikatur oder »Mesenterialfalte« dar, allerdings ohne die den anderen eigentümlichen, zahlreichen Perforationen. —

Nachdem wir uns mit der Form der Teile des Sinus mesentericus befaßt haben, müssen wir noch der in denselben mündenden Gefäße Erwähnung tun und die Eintrittsstellen der aus oder in den Sinus gehenden Organe besprechen. — Da muß zuerst der Vena genitalis gedacht werden. Diese repräsentiert einen gewaltigen Schlauch, der, von der Vorderseite des Hodens oder Eierstocks kommend, nach vorn zum hinteren Teile des Sinus mesentericus zieht; die Lage dieses Gefäßes ist nicht genau median, sondern eine leicht rechtsseitige. Es mündet dort nicht direkt, sondern bildet eine ziemlich ausgedehnte, sinuöse Anschwellung, die meiner Meinung nach auch der primären Leibeshöhle zuzurechnen ist, und in die außer jener selbst noch ververschiedene kleinere Venen münden. So zunächst die unpaare, obere Herzvene, Vena cordis superior. Diese vascularisiert die rechte Seite der Dorsalwand des arteriellen Herzens. An der Versorgung der linken Seite der dorsalen Herzwand nehmen auch Äste der Vena cordis inferior sin. teil (S. 554). Gegen ihr Ende hin zeigt die Vena cordis sup. die Tendenz, kleine, sinuöse Anschwellungen zu bilden. Dicht

vor dieser Vene und etwas mehr rechts von ihr mündet ein weiteres Gefäß in die Genitalvene. Dieses sammelt Blut, das vom Anfangsteil der Aorta cephalica und den von ihr, sehr bald nach ihrem Austritt aus dem centralen Circulationsorgane, entspringenden Mantelarterien kommt. Oberhalb und mehr links von der Vena genitalis mündet schließlich ein anderes Gefäß in ihre sinuöse Anschwellung. Da dieses Gefäß, ebenso wie die in der Kopfvene mündende Vena siphonalis inferior, Blut von der Gegend des »rudimentären Sipho« bringt und mit der eben genannten Vene am hinteren Körperpole mittels mehrerer Anastomosen einen Plexus siphonalis bildet, nenne ich dieses Gefäß Vena siphonalis superior. Bei *O. vulg.* habe ich die obere Siphonalvene bei den drei auf Venen untersuchten Exemplaren regelmäßig vermißt; bei *Eledone,* von der mir bedeutend mehr injiziertes Material zur Verfügung stand, und bei *O. macr.* war das Vorhandensein dieser Vene fast stets zu konstatieren. Doch auch bei *Octopus vulg.* existiert der Siphonalplexus, setzt sich bei ihm aber aus Anastomosen zwischen Zweigen der oberen Mantelvenen und der Vena siphonalis (infer.) zusammen.

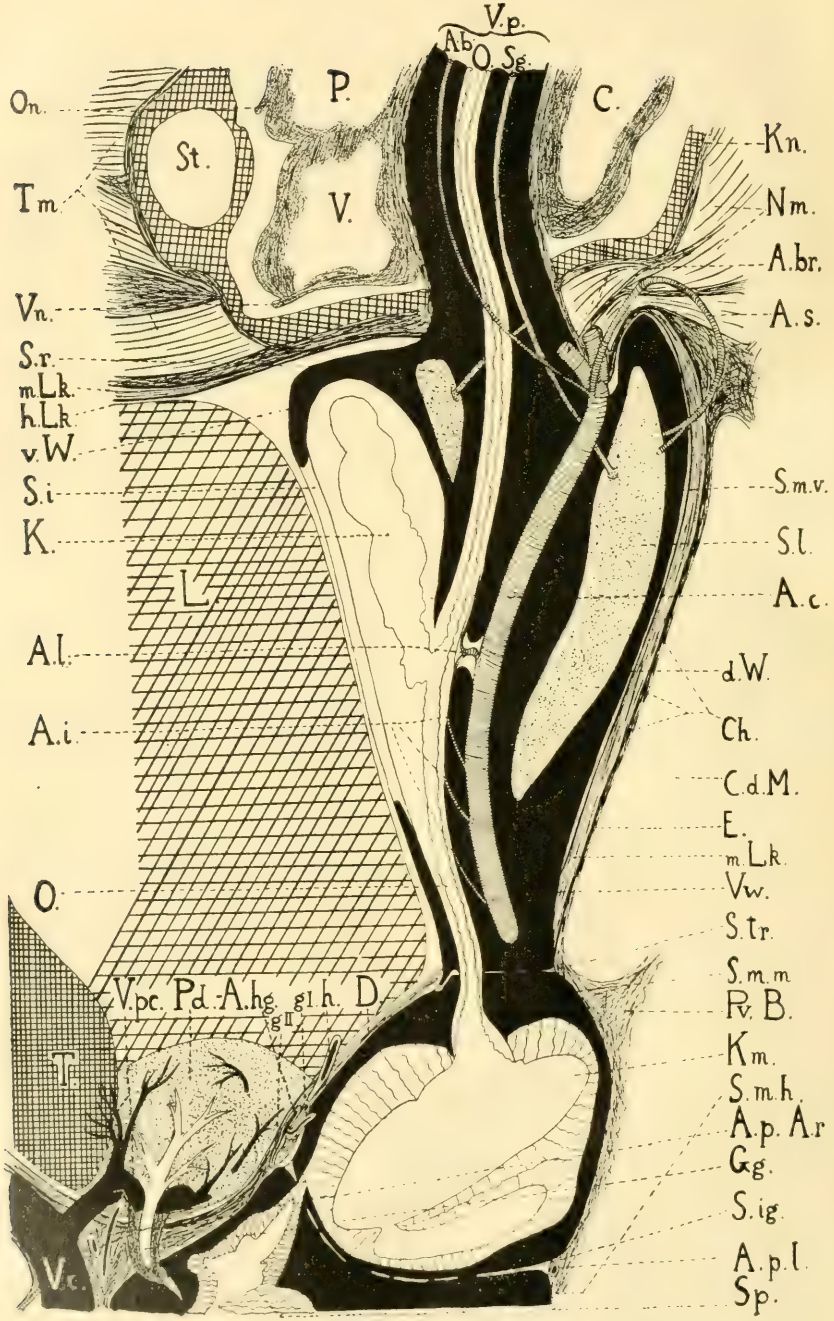
Nach der Beschreibung der Siphonalvenen wenden wir uns dem Verlaufe und der Funktion der Vena genitalis zu. Der weitaus größte Teil dieses Gefäßes hat mit der Keimdrüse an sich nichts zu tun; denn seine meisten Zweige verlaufen auf der muskulösen Genitalkapsel. Nur ein Zweig, der sich jedoch bald gabelt, durchbohrt die Kapsel. Der eine dieser beiden Äste ist die eigentliche Vene der Keimdrüse; der andere Ast bringt, wie schon weiter oben hervorgehoben wurde, Blut von den dem Hoden am nächsten gelegenen Organen. (Nach Marchand [39]: gland. sem. I.) Beim Weibchen ist der ersterwähnte Ast stärker als beim Männchen entwickelt; außerdem nimmt beim Weibchen der hintere Zweig der Vena gonod. (venae pallialis) jeder Seite an der Vascularisation des Ovars teil. — Wie aber vorhin hervorgehoben wurde, kommt die Hauptmasse der Vena genitalis nicht von der Keimdrüse selbst, sondern von ihrer muskulösen Kapsel. Auf der äußeren Unterseite der Genitaltasche verlaufen vier sich fingerartig nach hinten ausbreitende Venen, auf der Dorsalseite drei ähnliche Gefäße, von denen zwei nach unten verstreichen, um dann erst nach oben umzubiegen. (Fig. 19, Tafel XXI.)

Außer der Vena genitalis mündet noch ein anderes Gefäß in die hintere Abteilung des Sinus mesentericus, die Vena rectalis. Sie bringt das Blut der hinteren Partien des Rectums und schließt sich in ihrem Verlaufe der sogenannten Duodenalschlinge des Enddarms an, zeigt

verschiedentlich kleine sinuöse Anschwellungen und weiter vorn zuweilen auch Anastomosen unter ihren Ästen selbst und mit Zweigen der Analvenen. Die Mündung der Vena rectalis in den Spiralmagenteil liegt unmittelbar rechts neben der Austrittsstelle des Rectums aus dem Sinus. Das Lumen, welches durch den Austritt des Enddarms aus dem Sinus gebildet wird, liegt auf der vorderen Wölbung des Spiralmagenteils, nahe seiner oberen Grenze mit dem Kaumagenabschnitt. Es ist etwas aus der Medianebene nach rechts verschoben, liegt also schräg unterhalb der Gallengänge, die noch weiter vorn in den Sinusteil eintreten. Gleich nach ihrem Durchbruch durch die Sinuswand spannt sich zwischen ihnen das vorerwähnte Septum spirale aus, das das Spiralcöcum trägt.

Der mittlere Sinusteil entbehrt jedes in ihn mündenden Gefäßes mit Ausnahme der später zu besprechenden »Peritonealtuben«. Wichtig für diesen Teil ist aber, daß an seiner rechten Seite ganz vorn die Aorta cephalica gerade hinter der Mündung der rechten »Peritonealtube« in ihn tritt.

Auch der vordere Teil des Sinus mesentericus ist arm an in ihn einmündenden Gefäßen. Zwei kleine Venen, die die obere Innenseite der muskulösen Leberkapsel vascularisieren, die Venae capsulae hepaticae superiores, kommen von beiden Seiten und münden in den vorderen Teil des Sinus, etwa auf der Höhe der Lebermitte. Bedeutend wesentlicher als diese kleinen Gefäße ist für den Sinus mesentericus seine Kommunikation mit dem Buccalsinus. Diese wurde schon häufig erwähnt; ich nannte sie nach ihrem Entdecker: Ductus Edwardsi. Weder Cuvier noch delle Chiaje haben von dem Vorhandensein dieser venösen Verbindung eine Ahnung gehabt. Auch in den meisten neueren Arbeiten vermißt man Angaben über sie. Meyer, der bei *Opisthoteuthis depressa* ein »rätselhaftes, unter dem Oesophagus liegendes Organ« beschreibt, das er für den oblitterierten Teil des Vorderabschnittes des großen Sinus hält, scheint den Ductus Edwardsi beobachtet zu haben; er schreibt nämlich, daß ein »gefäßartiger Strang von diesem Organ bis zum Gehirn« zöge. — Eigentlich ist verwunderlich, daß die periösophageale Sinusverbindung der Beobachtung so vieler moderner Bearbeiter entging. Denn wie ich mich selbst überzeugt habe, ist sie nicht nur ein Charakteristikum der Octopoden, sondern kommt auch den Decapoden zu. Meines Wissens hat nur Williams für *Loligo Pealii* sein Vorhandensein bestätigt. Ich habe *Sepia*, *Loligo vulgaris* und *Illex* daraufhin untersucht und gefunden, daß diese Vene (Ductus Edwardsi) bei den Decapoden in ganz derselben




Textfig. 9. Erklärung nebenstehend.

Weise wie bei Octopoden das Gehirn durchsetzt; hat sie das Gehirn passiert, so mündet sie bei *Loligo* und *Illex* in den kleinen Speicheldrüsensinus; bei *Sepia*, wo auch dieser fehlt, biegt sie, hinten am Gehirn angelangt, nach unten um und verstreicht vor den hinteren Speicheldrüsen an die Hinterwand des Kopfknorpels gelegt in der Sagittalebene des Körpers, bis sie die Kopfvene, in die sie mündet, erreicht. Vielleicht ist es gerechtfertigt, in diesem Ductus Edwardsi der Decapoden eine direkte Fortsetzung der Vena cephalica zu sehen.

Die topographischen Verhältnisse sind bei den Octopoden allerdings wesentlich andere; die Wendung der Vena periösophagealis nach unten existiert nicht, dafür mündet sie hier in den großen Rückensinus. Ihre Verlaufsrichtung ist gerade. — Etwas mehr dorsal der Basis des Schlundkopfes, da, wo sich der Buccalsinus verjüngt, tritt sie aus demselben aus und zieht nach hinten; sie muß deshalb die ganze Schlundmasse des Nervensystems durchbohren. Dies geschieht aber nicht mittels eines gesonderten Kanals; sondern, wie der Name »Vena perioesophagealis« schon sagt, umgibt sie während der Gehirnpassage den Oesophagus; ihre Wand, die einen Teil des »Peritoneums« darstellt, kleidet die Durchgangsstelle durch das Gehirn aus. Außer dem Oesophagus beherbergt diese Vene in ihrem Inneren noch den gemeinsamen Gang der hinteren Speicheldrüsen und die später zu besprechenden Arteriae buccales. Ihre Mündung befindet sich nicht genau terminal am vorderen Ende des Mesenterialsinus; vielmehr legt sich dessen vorderer Teil oben noch ein ganzes Stück über sie. Das rührt hauptsächlich daher, daß das obere Niveau der Leberkapsel höher liegt als die Austrittsstelle der Vene aus dem Kopfknorpel. Das hinter dem Knorpel befindliche Stück der Vene ist aber nur sehr kurz. Gerade

Erklärung zu Textfig. 9.

Schematischer Sagittalschnitt durch den vorderen und mittleren Abschnitt des Sinus mesentericus und die Vena perioesophagealis. (Ductus Edwardsi.) Zeichenerklärung: *A.b*, Arteria buccalis; *A.br*, Arteria brachialis (communis), angeschnitten; *Ac.*, Aorta cephalica; *A.hg*, Arteria hepatogastrica; *A.g.I*, Arteria gastrica I; *A.g.II*, Arteria gastrica II; *A.h*, Arteria hepatica; *A.i*, Arteriae ingluviei; *A.l*, Arteria ligamenti; *A.p*, Arteria pancreatica; *A.p.l*, Arteria pallialis lateralis sinistra; *A.r*, Arteria rectalis; *A.s*, Arteria glandulae salivalis posterioris; *C*, Cerebralganglion; *C.d.M*, Cavum der dorsalen Mantelhöhle; *Ch*, Chromatophoren; *D*, Diaphragma; *E*, Epithel, das die Mantelhöhle auskleidet; *Gg*, Gallengang; *K*, Kropf; *Km*, Kaumagen; *Kn*, Kopfknorpel; *L*, Leber; h.*Lk*, häutige Leberkapsel; *m.Lk*, muskulöse Leberkapsel; *Nm*, Nackenmuskulatur; *O*, Oesophagus; *On*, Statischer Nerv; *P*, Pedalganglion; *Pd*, Pancreasdrüse; *Pv.B*, palliovisceralis Bindegewebe; *Sg*, Speichelgang; *S.i*, Septum ingluviei; *S.ig*, Septum intragastricum; *S.l*, Speicheldrüse links; *S.m.h*, Sinus mesentericus, hinterer Abschnitt; *S.m.m*, Sinus mesentericus, mittlerer Abschnitt; *S.m.v*, Sinus mesentericus, vorderer Abschnitt; *Sp*, Spiralcöcum; *S.r*, Speicheldrüse rechts; *St*, Statocyste; *S.tr*, Septum transversum; *T*, Tintenbeutel; *Tm*, Trichtermuskulatur; *V*, Visceralganglion; *V.c*, Vena cephalica; *Vn*, Visceralnerv; *V.p*, Vena perioesophagealis (Ductus Edwardsi.); *V.pc*, Vena pancreatica; *Vw*, Verwachsungsstelle der dorsalen Wand des Sinus mesentericus mit der muskulösen Leberkapsel: *d.W*, dorsale Wand des Sinus mesentericus; *v.W*, ventrale Wand des Sinus mesentericus.

oberhalb der Eintrittsstelle in den Sinus befindet sich ein ansehnliches Lumen, das für die Passage der sich gleich nach ihrem Austritt aus dem Sinus teilenden Kopfaorta bestimmt ist. Auch zwei kleinere Lumina zum Durchtritt der Buccalarterien sind vorhanden.

Wenden wir uns nunmehr den in diese Vena perioesophagealis mündenden Gefäßen zu, so müssen wir erst einer Eigentümlichkeit dieser Vene Erwähnung tun. Häufig kann man nämlich beobachten, daß hinter dem Cerebralganglion Aussackungen derselben auftreten, die sich dem Gehirn anlegen. Es handelt sich hier nicht, wie ich besonders hervorheben möchte, um eigentliche Sinus, wie etwa beim Sinus ophthalmicus, wo das ganze Ganglion opticum vom Blute umspült wird, sondern lediglich um venöse Aussackungen, die der Wandung (in diesem Falle: sogenanntes Peritonealendothel) nicht entbehren. Das Cerebralganglion liegt also nicht hüllenlos in einem Blutsinus. Owsjannikow und Kowalevsky sind durch mikroskopische Untersuchungen der »wasserklaren«, keine Blutkörperchen enthaltenden Flüssigkeit, die den »lymphatischen Raum zwischen Ganglion und Knorpelkapsel« ausfüllt, auch zu dem Resultat gekommen, daß dieser Raum keinen Venensinus darstellen könne. (Owsjannikow und Kowalevsky, Über das Centralnervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden. Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg. VII. sér. T. XI. Petersburg und Leipzig 1868.) Trotzdem gibt Williams (Lit.-Verz. Nr. 55) für *Loligo Pealii* das Vorhandensein eines derartigen Cerebralsinus (cephalic-sinus) an; inwieweit das gerechtfertigt ist, konnte ich bis jetzt noch nicht genau ermitteln. Für die *Loligo* nahe stehenden Decapoden habe ich nichts derartiges finden können. Dort existieren zwar auch solche Aussackungen der Vena perioesophagealis; Bluträume, in denen hüllenlos Teile des centralen Nervensystems (— mit Ausnahme der Ganglia optica —) liegen, sind dort aber ebensowenig nachzuweisen wie bei den Octopoden. Neben der genannten, venösen Aussackung um das Cerebralganglion kann auch eine meist kleinere Aussackung nach unten am Visceralganglion Platz greifen. Da ich ein derartiges Verhalten aber nur selten konstatieren konnte, kann es sich in diesen Fällen sehr wohl um eine individuell stark vergrößerte Cerebralaussackung handeln, die sich zweilappig gestaltete. Stets tritt aber auch die cerebrale Venenaussackung nicht auf; zuweilen zeigt sie eine mehr oder minder starke Reduktion. (Fig. 17, Tafel XXI.)

Was nun die in den Ductus Edwardsi mündenden Gefäße anbetrifft, so muß zunächst auf die inneren Armvenen hingewiesen

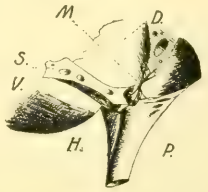
werden. Gleich nach ihrem Austritte aus dem Buccalsinus empfängt die Vena perioesophagealis von links und rechts her ein Gefäß, das folgenden Verlauf nimmt. Jeder Arm führt innerhalb seines axial gelegenen Nervenkanals außer dem Armnerven selbst und der Armarterie noch zwei kleinere Venen, die an den Seiten des Nervs verlaufen, und deren Funktion darin besteht, den Nerven und die ihm anliegenden Muskelzüge zu vascularisieren. Etwa auf der Höhe der Kiefer treten die zwei zugeordneten Venae brachiales profundae eines jeden Arms zusammen. Diese Venae brach. profund. communes wieder vereinigen sich zwischen der Wand des Sinus buccalis und dem Armkranz in der bindegewebigen Lage, die sich zwischen beiden ausbreitet. Nur die vom zweiten Arm kommenden Venen zeigen ein abweichendes Verhalten von dem eben für die anderen dargelegten, normalen Zustände. Dort vereinigt sich nämlich nicht, wie anzunehmen wäre, die unterhalb des zweiten Armnerven befindliche Vene mit der ihr zugeordneten, oberhalb desselben verlaufenden, sondern zieht als selbständiger Zweig nach hinten-unten, um sich dem gemeinsamen Stamme anzuschließen, der vom dritten Arme kommt. — Etwa auf der Höhe der Schlundkopfaequators, oberhalb des dritten Brachialnerven, verbinden sich die Venae brachiales profundae communes IV und III, um gemeinsam nach hinten zu verlaufen. Die Vereinigungsstelle dieser Stämme mit der Vena brach. profund. comm. I., die kurz nach ihrem Austritt aus dem Nervenkanal die von der Oberseite des zweiten Armnerven kommende Vene aufgenommen hat, liegt oberhalb des zweiten Brachialnerven, unmittelbar an dessen Ursprungsstelle aus dem Propedalganglion. Nachdem die Vene alle Seitenzweige aufgenommen hat, legt sie sich um den zweiten Armnerven herum und läuft an der Innenseite des Brachialganglions selbst ein kurzes Stück entlang, um dann schließlich an seiner proximalen Seite in die Vena perioesophagealis zu münden. (Fig. 17, Tafel XXI.)

Außer den inneren Armvenen nimmt der Ductus Edwardsi noch zwei symmetrisch angeordnete Gefäße auf, die eine Kommunikation zwischen ihm und den Sinus ophthalmici herstellen. Durch die starke Konzentration, die das zentrale Nervensystem der Octopoden aufzuweisen hat, wird bedingt, daß der Zwischenraum, der an der vorderen Seite des Gehirns oben durch das Cerebralganglion, unten durch das Brachialganglion, hinten durch das Cerebrobrachialconnectiv und vorn schließlich durch das Brachiobuccalconnectiv begrenzt wird, sehr klein ist, und von der Seite gesehen, wie ein Loch erscheint. (Fig. 17.) Durch dieses Loch nun tritt eine Vene mittlerer Größe heraus, die

Vena pharyngo-ophthalmica. Vom Sinus ophthalmicus, aus dem sie in der Nähe der Vena ophthalmica, wie schon weiter oben (S. 547 und Textfig. 7) dargetan wurde, entspringt, kommend, durchbohrt sie den Scleroticalknorpel und den ihm an dieser Stelle anliegenden Kopfknorpel, der sich in dieser Gegend durch besondere Härte auszeichnet, in einer Richtung, die schräg nach vorn-oben zeigt. Hat sie auf diese Weise das Gehirn an dem Cerebrobrachialconnectiv erreicht, nimmt sie mehrere kleine Gefäße auf, die im Dienste der Vascularisation des Gehirns stehen; so zunächst ein Stämmchen, das sich aus zwei dem Cerebralganglion und dem innerhalb der Hirnkapsel befindlichen Teile des Nervus opticus zugehörigen Zweigen zusammensetzt. Schräg von hinten tritt auch noch ein vom Visceralganglion kommendes Gefäß, dessen einer Ast den Nervus pallialis fast vom Sternganglion an begleitet, an die Gehirnvene (Vena cerebralis). Der gemeinsame Stamm ändert seine Richtung nach Empfang dieser Vene, indem er weiter nach vorn, dem Gehirn anliegend, verläuft, bis er das vorerwähnte Loch erreicht hat. Hier senkt er sich in die Tiefe, indem er der Mitte zustrebt, um endlich sein Blut der Vena perioesophagealis zuzuführen. Noch ist zu erwähnen, daß innerhalb der Hirnkapsel jede der beiden Venae pharyngo-ophthalmicae in Anastomose mit einer kleinen Vene steht, die auf dem Pedal- und Brachialganglion sich ausbreitet, außerdem mit ihrem untersten Ästen an der Versorgung der Statocysten teilnimmt (s. Fig. 17, Tafel XXI). Diese Vena ggl. pedalis mündet in den Ductus reuniens, der seinerseits eine Kommunikation zwischen Buccalsinus und Vena cephalica herstellt. — In einem scheinbar sehr abnormen Falle konnte ich feststellen, daß die vom Sinus ophthalmicus kommende Vena pharyngo-ophthalmica mit allen ihren Zweigen einen Teil der Vena ggl. pedalis darstellte. Die Kommunikation mit der Vena perioesophagealis unterblieb in diesem Falle völlig; umso stärker war aber die eben erwähnte Anastomose ausgebildet.

Bei der Besprechung des Venensystems haben wir nun nur noch der »Peritonealtuben« und der Kiemenherzen Erwähnung zu tun. Gesagt war schon, daß die »Peritonealtuben« durch ihren schleifenförmigen Verlauf charakterisiert sind. Auch hatten wir schon ihres Behangs mit Excretionsorganen während ihrer Harnsackpassage gedacht, und es wurde hervorgehoben, daß sie in ihrem Verlaufe oberhalb des Harnsacks und in ihren Mündungsstellen in den Sinus mesentericus voneinander abweichen. Nachdem wir nunmehr die einzelnen Abschnitte des großen Rückensinus kennen gelernt haben, dürfte die Beschreibung dieser Verhältnisse keine weiteren Schwierigkeiten bieten.

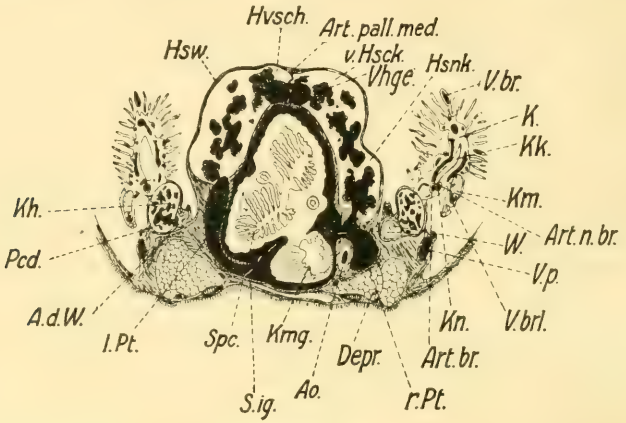
Während DELLE CHIAJE zuerst die »Peritonealtuben« in ihrer Bedeutung als Vermittelungsweg zwischen Sinus und Hohlvenensystem beschrieb, scheint MILNE-EDWARDS schon eine Ahnung von ihrer Asymmetrie gehabt zu haben. Doch ist seine Darstellung dieser Verhältnisse ziemlich mangelhaft. In neueren Arbeiten, mit Ausnahme der VIGELIUSschen, fehlt meines Wissens eine eingehendere Behandlung derselben ganz. Ich halte es deshalb für richtig hier eine genauere Darstellung der »Peritonealtuben« zu geben. Beide durchbohren den Harnsack ungefähr auf demselben Niveau; nach oben und vorn zu findet aber in dem Verlaufe derselben eine Verschiebung statt. Während nämlich die linke Tube, oben an der Grenze zwischen hinterem und mittlerem Sinusteil, eine starke Krümmung aufzuweisen hat, schlägt die rechte eine sanfter gebogene Bahn ein, indem sie sich der Aorta cephalica anschmiegt, an deren Außenseite sie verstreicht. Die linke Peritonealtube ist in ihrem Verlaufe bedeutend einförmiger als die rechte; sie mündet, ohne noch Gefäße aufzunehmen, in den Sinus mesentericus, da wo sein hinterer Teil gegen den Kaumagenabschnitt abgegrenzt wird. Die rechte hingegen zeichnet sich durch verschiedene bemerkenswerte Sonderheiten aus. Nachdem sie sich nämlich der Aorta außen angelegt hat, bildet sie an der Grenze zwischen mittlerem und hinterem Sinusteil eine hintere Kommunikation mit ihm, die halbkreisförmig die Aorta umgreift. Bei *Octopus vulgaris* kann diese Kommunikation doppelt auftreten; man hat dann einen geschlossenen Venenring um die Aorta vor sich, Danach zieht die rechte »Peritonealtube« im Bogen nach vorn-innen, bis sie die muskulöse Leberkapsel erreicht. Während nun MILNE-EDWARDS (Lit.-Verz. Nr. 43) angibt, daß sie das »Diaphragma« durchbohre, was nur teilweise richtig ist, möchte ich nochmals daraufhin weisen, daß der vordere Sinusteil bruchsackartig in die muskulöse Leberkapsel hineinhängt und mit seiner oberen Wand fest mit den Muskelzügen des »Diaphragmas« verwachsen ist; die rechte »Peritonealtube« nun mündet gerade in dieser Zone, und zwar so, daß ein Teil in den vorderen Sinusabschnitt, der andere in den mittleren geht. (Fig. 1 u. 2 auf Taf. XIX, ferner Textfig. S. 538/39). Feine Muskelfasern der Leberkapsel überziehen auch den vorderen Teil der Tube; der hintere Teil




Textfig. 10.

Mündung der linken »Peritonealtube« in den Sinus mesentericus (*Octopus macropus*). Zeichenerklärung: *D*, dorsale Wand des Sinus mesentericus; *H*, hinterer (Spiralmagen-) Teil des Sinus; *M*. die Klappen ersetzenden Muskeln (s. Text) am Eintritt der Tube in den Sinus; *P*, »Peritonealtube«; *S*, Septum intragastricum; *V*, ventrale Wand des Sinus mesentericus.

weist aber die zarte Beschaffenheit des »Peritoneums« auf. — Es ist ein charakteristisches Merkmal dieser Tuben, nicht direkt zu münden, sondern stets mit zwei verschiedenen Teilen des Sinus mesentericus zu kommunizieren. Die Lumina sind von Muskeln zartesten Baues, die




Textfig. 11.

Querschnitt durch den Eingeweidesack eines venös injizierten Exemplars von *Octopus defilippi* ♂. Des besseren topographischen Verständnisses wegen ein wenig schematisiert. — Hervorzuheben ist, daß dieser Schnitt die Asymmetrie im Verlaufe der beiden »Peritonealtuben« zeigt. Die linke Tube geht direkt nach fast transversalem Verlaufe in den Sinus mesentericus an der Grenze zwischen seinem hinteren und mittleren Teile. Das perforierte Septum intragastricum setzt sich ein kurzes Stück in die Tube fort. Die rechte hingegen, die durch den Schnitt gerade in der Höhe ihrer hinteren Kommunikation mit dem Sinus mesentericus getroffen ist, zieht distal an der Seite der Aorta cephalica weiter nach vorn. Auch hier setzt sich das Septum intragastricum ein kurzes Stück in die hintere Kommunikation fort. — Beide »Peritonealtuben« münden infolgedessen mittels zweier Lumina in den Sinus zwischen hinterem und mittlerem Abschnitt. Daß die rechte Tube außerdem noch zwischen vorderem und mittlerem Teile des Sinus mesentericus eine Mündung hat, wurde im Text genau auseinandergesetzt. — (Man vergleiche hierzu auch die Figur 2 auf Taf. XIX., ferner Fig. 7 derselben, die eine Mikrophotographie eines Schnittes durch den Eingeweidesack in gleicher Höhe darstellt. *Tremoctopus hyalinus*). — Zeichenerklärung: *A.d.W*, Ampulle des Wasserkanals; *Ao*, Aorta cephalica; *Art.br*, Arteria branchialis; *Art.n.br*, Arteria nervi branchialis; *Art.pall.med*, Arteria pallialis media; *Depr*, Musc. depressor infundibuli; *r.Hsck*, rechter Harnsack; *Hsnk*, Harnsacknebenkammer; *Hsw*, Harnsackwand; *Ilvsch*, Hohlvenenschenkel; *K*, Kieme; *Kh*, Kiemenherz; *Kk*, Kiemenkanal; *Km*, Kiemenmilz; *Kmg*, Kaumagen; *Kn*, Kiemennerv; *Pcd*, Pericardialdrüse; *l.Pt*, *r.Pt*, linke, bzw. rechte »Peritonealtube«; *S.ig*, Septum intragastricum; *Spc*, Spiralcöcum; *V.br*, Vena branchialis; *V.brl*, Vena branchio-lienalis; *Vhge*, Venenanhänge; *V.p*, Vena pallialis; *W*, Wasserkanal (Aquaeductus Krohni); Blut: schwarz.

der Blutdruckregulation zu dienen scheinen, wieder in Kreissegmente geteilt; bei starker Mantelkontraktion werden sicher auch die großen Bluträume des Eingeweidesacks in Mitleidenschaft gezogen. Der dadurch entstehende, starke Blutandrang zu den Hohlvenenschenkeln, und damit zur Kieme, dürfte für eine dienliche Circulation in ihr schädlich sein. Die Anordnung dieser Klappen ersetzender Muskeln ist ziemlich regellos und weist individuell große Verschiedenheiten

auf, auf die einzugehen sich erübrigt. Die schon erwähnten Septa, Septum transversum und Septum intragastricum, die sich zwischen den Teilen des Sinus ausspannen, setzen sich förmlich in die »Peritonealtuben« fort. (Die beigefügte Abbildung (S. 573) gibt eine Darstellung der Mündung der linken Tube in den Sinus zwischen mittlerem und hinterem Abschnitt desselben.)

Auch die hintere Kommunikation der rechten »Peritonealtube«, die sich ebenso wie die Mündung der linken zwischen hinterem und mittlerem Sinusteil befindet, zeigt die gleichen topographischen Verhältnisse; selbst dann, wenn sie ringförmig um die Aorta ausgebildet ist.

Bemerkenswert ist noch, daß sich im Verlaufe der rechten »Peritonealtube« häufig Anomalien und Reduktionen finden. Das eben geschilderte Verhalten ist nur das allgemeinste. Oft existieren außer der schon genannten noch weitere Kommunikationen zwischen rechter Tube und Sinus. So fand ich bei einem Exemplar von *Eledone moschata*, daß noch vor dem venösen Halbringe um die Aorta eine derartige Kommunikation bestand. Anderseits fehlte bei einem *Octopus macropus* die Ringvene, dafür ließen sich aber zwei in ähnlicher Weise wie bei dem vorigen Exemplar verlaufende Kommunikationen konstatieren.

Bei dem mir von Prof. Chun überlassenen, wertvollen Exemplar von *Tremoctopus hyalinus*, das ich quer schnitt, konnte ich in Bezug des Verlaufes der »Peritonealtuben« feststellen, daß es sich in nichts von dem für die bekannten Octopoden als normal angegebenen unterscheidet. Dies mag die beigegebene Photographie des betreffenden Schnittes bestätigen. (Fig. 7, Taf. XIX.)

Von ganz besonderem Interesse ist, daß bei einigen anderen Exemplaren die Vena genitalis in die rechte »Peritonealtube« mündete, und nicht wie normal in den hinteren Sinusteil. Daß dieses Verhalten nicht zu den seltensten zu zählen ist, erhellt wohl schon daraus, daß ein derartig exakter Forscher wie Milne-Edwards es für das normale erklärt; zwar hat er sich eine Unstimmigkeit anderer Art zu schulden kommen lassen, die sich kaum als anormale Bildung erklären läßt. Er schreibt nämlich, daß in jede »Peritonealtube« eine Genitalvene münde; ich habe dies nie beobachten können und halte es auch für sehr unwahrscheinlich, daß die Genitalvene paarig auftreten kann. Neuere Untersucher, so auch Naef, wissen nur von dem Vorhandensein einer Genitalvene, die in den »weiten Sinus« mündet. Immerhin ist, wie gesagt, Edwards' Befund eine Bestätigung für das häufigere Auftreten von abnormen Abweichungen im Verlaufe der »Peritonealtuben«. Wie aber zuweilen gerade Anomalien für die vergleichende

Anatomie von großem Werte sind, so spielt auch hier, wo die Vena genitalis von der rechten »Peritonealtube« abzweigt, diese Anomalie für die vergleichende Anatomie eine nicht unwesentliche Rolle und ermöglicht ein besseres morphologisches Verständnis der normalen Verhältnisse. Wenn man nämlich bedenkt, daß bei den Decapoden die Genitalvene in den rechten Hohlvenenschenkel mündet, und dieses Verhalten mit dem für den obigen Fall zutreffenden vergleicht, so kommt man zu dem Schluß, daß die rechte »Peritonealtube« der Octopoden der Vena genitalis der Decapoden homolog ist. — Im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der »Peritonealtuben«, die ebenso wie der Sinus mesentericus an primitive Zustände im Gefäßsystem der niederen Mollusken erinnern, mag sich zunächst die rechte Tube vom Sinus vorn emanzipiert und dann vor der völligen Obliteration des hinteren Sinusteils von demselben abgeschnürt haben. Für eine derartige Entwicklung spricht auch, daß die Genitalvene der Decapoden relativ weit vorn — (bei den Myopsiden: kurz hinter der Teilung der Kopfvene in ihre Schenkel) — und nicht, wie es nach der topographischen Lage der Keimdrüse verständlich wäre, in unmittelbarer Nähe des Kiemenherzens, mündet. Naef ist auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen schon früher zu einem ähnlichen Resultate gekommen (Lit.-Verz. Nr. 47)[1].

Im Gegensatze zu dem nur zuweilen beobachteten Verhalten, daß die Vena genitalis in die rechte »Peritonealtube« mündet, trifft man regelmäßig eine kleine, in sie eintretende Vene an, die, wie zum Schlusse bei Besprechung der »Peritonealtuben« gesagt sei, Blut der Sinuswand namentlich seines mittleren Teiles, und des umliegenden Bindegewebes herbeiführt.

### Der Kiemenkreislauf.

Nachdem wir nunmehr das Venensystem in allen seinen Teilen behandelt haben, wenden wir uns jetzt dem Kiemenkreislaufe zu. Dabei können wir uns sehr kurz fassen, da die Gefäße der Kieme schon sehr eingehend und ziemlich übereinstimmend in neuerer Zeit von Joubin (Lit.-Verz. Nr. 29) und Schaefer (Lit.-Verz. Nr. 48) beschrieben wurden. Bei der Besprechung der Kiemenherzen und ihrer Anhänge der sogenannten Pericardialdrüsen, empfiehlt es sich aber länger zu verweilen. Zwar haben auch diese beiden Organe schon häufig Bearbeiter gefunden, aber bei den sich sehr oft widersprechenden Angaben

[1] Naef hat bei Sepiaembryonen sogar gefunden, daß die beiden symmetrisch angeordneten »Mitteldarmvenen sinösen« Bau zeigen (S. 319).

der verschiedenen Forscher, besonders über das sehr rätselhafte Organ, das allen Dibranchiaten als ein Appendix des Kiemenherzens zukommt und selbst bei den Tetrabranchiaten nicht fehlt, dort nur in anderer, durch das Fehlen der Kiemenherzen bedingter Form auftritt, scheint es mir lohnend, hier auf diese Organe näher einzugehen. Vielleicht ist gerade die Gefäßanordnung in ihnen am meisten dazu angetan, das Dunkel, das die Funktion dieser Organe immer noch umgibt, wenigstens einigermaßen aufzuhellen.

Cuvier, der nur grob-anatomisch bei seinen Untersuchungen vorging, konnte das Kiemenherz, gemäß seiner Lage an der Basis der Kieme, lediglich für ein pulsierendes Organ halten. Den Kiemenherzanhang kannte er nur für die Decapoden; über die mutmaßliche Funktion dieses Organs sagt er aber nichts, sondern gibt nur an, daß eine Kommunikation zwischen ihm und dem Kiemenherzen nicht bestände. Später wurde dieses Organ für alle Cephalopoden nachgewiesen und Grobben legte ihm den Namen »Pericardialdrüse« bei. Faussek, der ihre Entwicklungsgeschichte studierte, betonte, daß dieser Name durchaus gerechtfertigt ist.

Bevor wir jedoch die Pericardialdrüse selbst behandeln, sei es gestattet, auf das Kiemenherz einzugehen. Während, wie schon erwähnt, die älteren Autoren in ihm nur einen muskulösen Schlauch erblickten, wurde durch histologische Forschungen nachgewiesen, daß die Muskelfasern innerhalb und außerhalb des Herzens nur eine untergeordnete Rolle spielen und sich nur als weitmaschiges Balkenwerk ins Innere des Herzens fortsetzen. Faussek konnte innerhalb der Maschen des muskulösen Balkenwerks aber noch kompakte Massen großer, degenerierender Zellen konstatieren; und Meyer fand auf Schnitten durch das Kiemenherz von *Opisthoteuthis*, daß die eben genannten Zellen sich durch große Kerne auszeichneten und in ihrem Plasma »grüne bis gelbe Einschlüsse, von der Größe kleiner Granulationen bis zu einheitlichen Klumpen« aufwiesen. Diese Brocken erklärt sich Meyer als Stoffwechselendprodukte, die durch die Pericardialdrüse und dann durch den vordersten Teil des Wasserkanals in den Harnsack und von dort durch den Ureter nach außen befördert werden. Meyer bestätigte auf diese Weise nur, was 15 Jahre vorher Kowalewsky physiologisch schon konstatiert hatte. Dieser wies nämlich nach, daß die Kiemenherzen der Dibranchiaten eine gewisse Affinität zum carminsauren Ammon zeigten. Die Herzen sind deshalb den Malpighischen Körperchen der Wirbeltierniere zu analogisieren; da nun auch die oben erwähnten Venenanhänge durch Solger und Kowa-

LEVSKY als excretorische Organe gedeutet wurden, die wegen ihrer Fähigkeit, Indigocarmin in ihren Zellen abzulagern, den Harnkanälchen der Wirbeltierniere (Tubuli contorti) entsprechen würden, so kann man nicht anstehen, in den Venenanhängen und Kiemenherzen zusammen ein vollwertiges Analogon zur Wirbeltierniere zu erblicken.

KOWALEWSKY gibt ferner an, daß bei *Sepia* und *Sepiola* der Kiemenherzanhang (Pericardialdrüse) weder auf Indigocarmin noch auf Lakmuslösung und carminsaures Ammon reagiert, demnach nicht als Excretionsorgan betrachtet werden könne. Das steht in Widerspruch zu dem Befund GROBBENS, der sowohl auf Grund morphologischer Forschung an Cephalopoden für diese Annahme eintritt, als auch durch physiologische Untersuchungen an den Pericardialdrüsen der Lamellibranchier (Lit.-Verz. Nr. 19) zu diesem Resultat gelangte. Dort besorgen diese Drüsen eine den Kiemenherzen der Cephalopoden eigentümliche Funktion, da sie auch eine Affinität zum carminsauren Ammon zeigen. Wahrscheinlich, aber noch zu beweisen ist, daß die Pericardialdrüsen von Nautilus eine Funktion ähnlich der bei den Acephalen besorgen.

Trotz der gegenteiligen Befunde der Physiologen, die in der Pericardialdrüse der Cephalopoden immer noch ein problematisches Organ sehen, ist die von GROBBEN auf morphologischer Basis ruhende Annahme, meiner Ansicht nach, völlig gerechtfertigt, zumal für Octopoden der physiologiche Beweis erst erbracht werden müßte, daß dort die Drüse auch nicht excretorisch tätig ist. Außerdem sprechen die morphologischen und topographischen Gründe so überzeugend für GROBBENS Annahme, daß auch ich den Kiemenherzanhang für ein Excretionsorgan halten möchte, das eine starke, vielleicht sogar die ehemalige Funktion ausschaltende Rückbildung erfuhr.

Was nun die Topographie des Kiemenherzens und seines ein rückgebildetes Excretionsorgan darstellenden Anhängsels anbetrifft, so sei zunächst erwähnt, daß ein deutlich ausgeprägter Unterschied zwischen Decapoden und Octopoden besteht. Während bei den ersteren der Anhang an der Hinterwand des Kiemenherzens befestigt ist, befindet er sich bei den Octopoden weiter vorn-oben und der Medianlinie genähert. — Die Kiemenherzen selbst liegen bei den letzteren in einer eigenen, freien Bindegewebstasche, die der Wand des Harnsacks lateralwärts anliegt; bei den Decapoden stellt die Kiemenherzkapsel eine Tasche der Visceropericardialhöhle dar, mit der sie mittels eines vorn, und auf der rechten Seite auch median gelegenen, spaltartigen Lumens kommuniziert (VIGELIUS für Sepia). Die Pericardial-

drüse der Decapoden wird von einer Kapsel umgeben, die sich kontinuierlich in die des Kiemenherzens fortsetzt; bei den Octopoden hingegen, wo die Kiemenherzkapsel sich völlig von der rudimentär gewordenen, nur noch in Gestalt des »KROHNschen Wassergefäßsystems« erhaltenen Visceropericardialhöhle abgeschnürt hat, wird die Drüse von einer »flaschenförmigen« Ampulle umhüllt. Über diese Verhältnisse ist eingehend von GROBBEN, MARCEAU und VIGELIUS gearbeitet worden, deren Resultate ich bestätigen kann.

Zur Topographie des Inneren des Kiemenherzens aber kann ich noch das folgende hinzufügen. Gleich nach dem Eintritt in das Kiemenherz erweitert sich der Hohlvenenschenkel zu einer großen Lacune. Am Anfang dieser kann man das schon von CUVIER beschriebene Klappenpaar beobachten; sie erstreckt sich nach der Mitte des Herzens zu und hat auf Schnitten die Gestalt einer Spindel. Von ihr zweigen sich all die kleineren Lacunen ab, die sich zwischen dem Maschenwerk des spongiösen Gewebes, wo die Excretion besorgt wird, befinden. Eine sich von den anderen durch ihre Größe abhebende Lacune liegt an der Basis der Pericardialdrüse; auch sie steht mit der Hauptlacune mittels einer relativ engen Kommunikation in offener Verbindung. Diese Lacune nimmt vom Rande des Herzens einen aus der Pericardialdrüse kommenden Blutraum auf; GROBBEN nimmt für *Eledone* deren mehrere an; ich habe aber für alle Formen nur einen einzigen konstatieren konnen. Die beigegebene Abbildung eines Transversalschnittes durch das Kiemenherz von *Octopus vulgaris* zeigt deutlich, daß nur eine Spalte zum Durchtritt des Blutes vorhanden ist, ein Verhalten, wie es MEYER auch für *Octopus defilippi* und *Opisthoteuthis depressa* angibt. Gegen den Rand der Drüse zu teilt sich diese Lacune,, die ich Ductus gland. pericard. nenne, in mehrere Äste; mindestens zwei oder drei solcher konnte ich stets nachweisen. Diese lösen sich gegen den Rand der Drüse hin, in der sie sich baumförmig verästeln, allmählich auf, ebenso wie es VIGELIUS für die Anhänge der Hohlvenen beobachtet hat. Auch histologisch haben Pericardialdrüsen und Venenanhänge manches Gemeinsame; nur der lappige Bau der Oberfläche geht den ersteren ab. (Textfig 12, S. 580; Fig. 9 auf Taf. XX.)

Bei den Octopoden sitzt jede Drüse dem Kiemenherzen fest auf, im Gegensatze zu den Decapoden, wo sie offenbar kurz gestielt ist. Wenden wir uns nunmehr der Kapsel der Pericardialdrüse zu, so sei nochmals darauf hingewiesen, daß man darunter die »flaschenförmige« Erweiterung des »Wassergefäßsystems«, das sich außer dieser noch aus dem Wasserkanal und der Nierenspritze zusammensetzt und den

Rest der Visceropericardialhöhle repräsentiert, zu verstehen hat. Die Auskleidung des pericardialdrüsigen Raumes wird also von einem Abkömmling des Cöloms besorgt; außen legt sich der pericardialen Innenwand fest die obere Harnsackwand an; auf der Höhe der Kapsel scheinen beide innig miteinander verwachsen. Gegen die Peripherie zu hebt sich aber die Harnsackwand von der pericardialen Auskleidung ab, und zwischen beide sind Bindegewebslagen eingeschaltet.

Textfig. 12

Transversalschnitt durch das Kiemenherz von *Octopus vulgaris*. — Zur Demonstration der großen Kiemenherzlacune und zur Topographie der Pericardialdrüse. — Zeichenerklärung: *A*, Venenanhänge; *D*, Ductus (Vena) glandulae pericardialis; die Lacune, die mit der Pericardialdrüse kommuniziert. — *E*, Auskleidendes Epithel der Höhle der Drüse, die eine »flaschenförmige« (GROBBEN) Erweiterung des von KROHN entdeckten Wassergefäßsystems, der reduzierten Visceropericardialhöhle der Octopoden, repräsentiert. — *H*, dorsale Harnsackinnenwand; $K_1$, $K_2$, Klappen am Eintritt der Vena cava ins Kiemenherz, von CUVIER »mitrales« genannt; *Kh*, Kiemenherz; *L*, die große Lacune des Kiemenherzens; *Pd*, Pericardialdrüse; *V*, Vena cava; *W*, Ampulle des Wasserkanals. Blut schwarz. — (ZEISS, A 3. — Man vergleiche hierzu die Fig. 9 auf Taf. XX.)

Das Pericardialepithel folgt der Rundung der Drüse parallel, bis es die Kapsel des Kiemenherzens erreicht, in deren Wand sie übergeht; ein Beweis dafür, daß früher eine Kommunikation zwischen Kiemenherzbeutel und Pericardialdrüsentasche bestanden haben muß. Zwischen Drüse und Herz scheint das Pericardialepithel fest mit dem Gewebe des Herzens verbunden zu sein; ihm wenigstens fest anliegend setzt sich dasselbe als Pericardialendothel (viscerales Blatt des Peritonealepithels) über die ganze Drüse fort. Hieraus ergibt sich, daß der Kiemenherzbeutel ein Teil der Visceropericardialhöhle ist; wie aber schon VIGELIUS richtig hervorhob, besteht eine offene Kommunikation zwischen beiden bei den Octopoden nicht mehr.

Im Gegensatze zu der Ansicht GROBBENS hat auch CUÉNOT eine Kommunikation zwischen den beiden Organen in Abrede gestellt.

Daß dem aber nicht so ist, lehrt die beigegebene Abbildung, auf die schon verwiesen wurde. — Nach dem Gesagten dürfte es kaum mehr zweifelhaft sein, daß die Pericardialdrüsen, wenn auch jetzt selbst excretorisch untätig, dazu dienen, die im Kiemenherzen aus dem Blute ausgeschiedenen Excrete nach außen zu befördern. Vielleicht hat man in diesen Organen den letzten Rest der obliterierten Vena-cava-Schenkel der Tetrabranchiaten vor sich; Kiemenherzen und eigentliche Venenanhänge fehlen ja bei *Nautilus*, wo die Excretion von drüsigen, den Pericardialdrüsen der Dibranchiaten ähnlichen Anhängen besorgt wird, völlig. Man hätte sich also vorzustellen, daß sich zunächst mit der Rückbildung des zweiten Kiemenpaares die noch nicht obliterierten, oberen Hohlvenenschenkel an der Stelle, wo sich später das Kiemenherz bildete, mit den unteren, persistierenden vereinigt hätten. Mit der Bildung des Kiemenherzens wurde der obere Schenkel mehr und mehr funktionslos, obliterierte und nur seine Mündungsstelle blieb bestehen. Leider stand mir kein Exemplar von *Nautilus* zur Verfügung, an dem ich selbst weitere Stützpunkte für diese Hypothese hätte gewinnen können. Es dürfte lohnend sein, nachzuprüfen, ob vielleicht die Pericardialdrüsenhöhle, bekanntlich einer der letzten Reste des Cöloms, früher eine Art »Harnsack« repräsentierte.

Nach vorn zu löst sich die große Kiemenherzlacune in viele kleine Lacunen auf; es wird dem Blute also reichlich Gelegenheit gegeben, Excrete auszuscheiden. Das Blut sammelt sich wieder in einem kegelförmigen Raume, der der intracardiale Teil der Arteria branchialis ist. Ganz vorn zeigt dieser Raum seine größte Ausdehnung; an der Basis der Kiemenarterie selbst wird er aber stark eingeschnürt. Die Arteria branchialis zeigt außerhalb des Herzens die gleiche Richtung wie innerhalb desselben; diese verläuft schräg nach vorn-außen. (Bei dem Verlassen des Herzens weist die Kiemenarterie noch eine Eigentümlichkeit auf, deren meines Wissens noch nie gedacht worden ist; möglicherweise ersetzen die Vorrichtungen, welche sich dort finden, die Klappen, die schon Cuvier vergeblich gesucht hat. Betrachtet man einen Frontalschnitt durch das Kiemenherz von *Sepia elegans*, so kann man beobachten, daß die Austrittsstelle der Kiemenarterie von zwei bohnenförmigen Organen derart flankiert wird, daß eine vollkommene Zusammenschnürung möglich ist. Denn auch das Auftreten von Ringmuskelfasern konnte ich innerhalb derselben wahrnehmen. Bei Octopoden habe ich etwas derartiges nicht finden können. — Das Blut, das dieses klappenartige Organ passiert hat, gelangt infolge der Kontraktionen des Kiemenherzens in den extra-

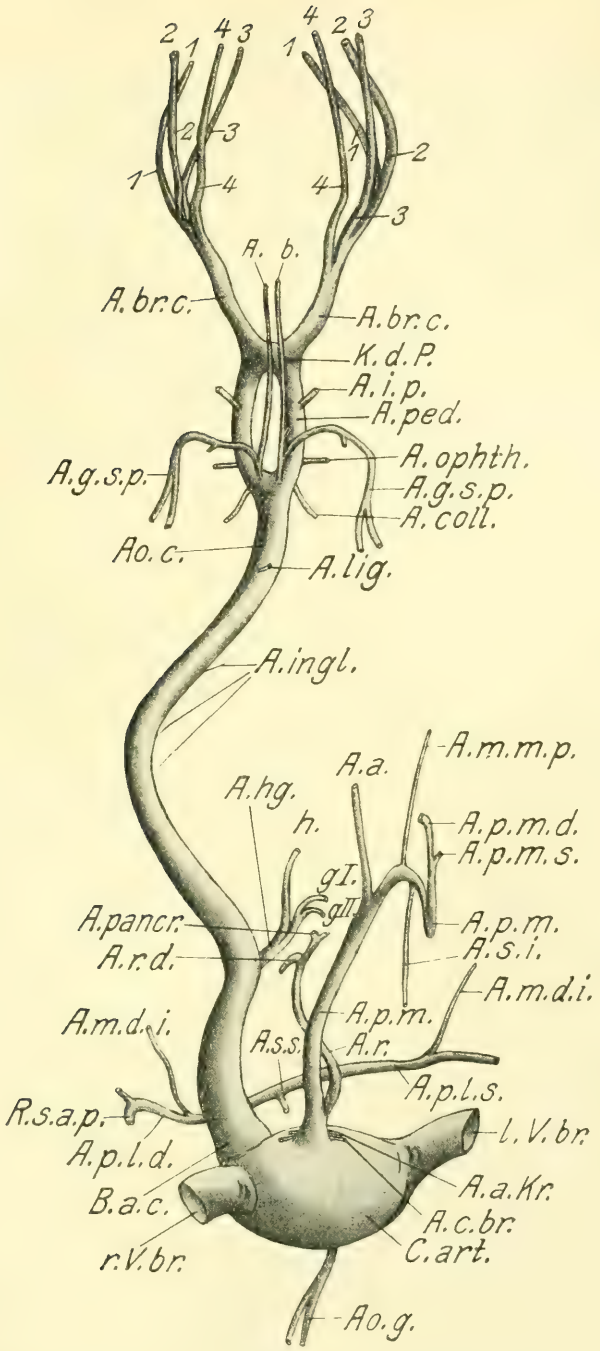
cardialen Teil der Arteria branchialis, um von dort aus innerhalb der Kieme arterialisiert zu werden.)

### Die Zirkulation innerhalb der Kiemen.

Die Kieme der Cephalopoden hat schon früh das Interesse der Forscher erregt. Vor Cuvier war es Thilesius, und um die Mitte des vorigen Jahrhunderts Férussac, von Siebold und Milne-Edwards, die sich mit der Anatomie der Kieme befaßt haben. Bei den letzteren finden wir auch Angaben über die innerhalb des Kiemenbandes aufgehängte Blutdrüse. — Gute Beschreibungen der Cephalopodenkieme und ihrer Circulationsverhältnisse verdanken wir aber erst neueren Bearbeitern, Joubin und Schaefer. In folgenden Worten will ich an der Hand ihrer Befunde eine möglichst kurze Darstellung des Gefäßsystems in der Kieme der Octopoden geben.

Die Kiemenarterie gibt während ihres Verlaufes durch die ganze Kieme regelmäßig sowohl nach unten als auch nach oben, aber in alternierender Anordnung, Seitenzweige ab, die von Muskulatur bekleidet sind und in ihrem Verlaufe den einzelnen Blättchen der Kieme entsprechen. Alle diese Gefäße vereinigen sich wieder in einem gemeinsamen Stamme, der parallel der Kiemenarterie, aber in unmittelbarer Nähe der Kiemenvene verläuft. Während nun die für die Kieme bestimmten Gefäße (zweiter Ordnung) nach der Körpermitte zu austreten, zweigen sich Äste für die Kiemenmilz von der Außenseite der Arteria branchialis ab. Diese lösen sich innerhalb derselben capillar auf. Da nach den bisherigen Untersuchungen dieses Organ eine »Drüse mit innerer Secretion« zu sein scheint, nimmt das Blut, indem es sie durchströmt, gewisse Stoffe auf, die für den Lebenshaushalt notwendig sind. Danach sammelt sich das Blut in Stämmen, die an der Außenseite der Drüse verlaufen und der Vena branchio-lienalis zustreben. Wie schon weiter oben hervorgehoben wurde, ist dieses Gefäß ein Zweig der Vena pallialis; es ist also eine Vene, ein Vas efferens der Blutdrüse; das in ihm fließende Blut hat infolgedessen eine dem in der Kiemenarterie strömenden entgegengesetzte Circulationsrichtung.

Bedeutend komplizierter als in der Blutdrüse sind die Circulationsverhältnisse in der Kieme selbst. Von den schon erwähnten Gefäßen zweiter Ordnung gehen die ausschließlich der der Mantelhöhle zugekehrten, freien Seite angehörigen Gefäße dritter Ordnung ab. Diese Elemente wieder verzweigen sich, aber in transversaler Richtung; diese abermals und so fort. Schaefer ist es sogar gelungen, Kiemengefäße zu injizieren, die Elementen siebenter Ordnung entsprechen dürften;




Textfig. 13.

Arteriensystem von *Eledone moschata*. Ventralansicht. (Zeichenerklärung auf S. 619, Tafel XX, 11.)

dann, meint dieser Forscher, lösen sich die Kiemengefäße in Capillaren auf, wo die Atmung stattfindet. Unter den Elementen hoher Ordnung treten häufig Anastomosen auf. Ist das Blut beim Passieren der Kiemencapillaren arterialisiert worden, so sammelt es sich in den Elementen hoher Ordnung der Vasa efferentia der Kieme. Diese weisen im Gegensatze zu den zuführenden Gefäßen eine mehr centrale Lage innerhalb der Kieme auf. Schließlich münden die ausführenden Elemente zweiter Ordnung in die an der medianen Seite der Kieme verstreichende Vena branchialis, die das arterialisierte Blut dem Centralorgan des Circulationssystems zuführt.

Bei den Decapoden, besonders den Ögopsiden, haben wir ganz ähnliche Verhältnisse bezüglich des Kiemenkreislaufs, auf die einzugehen, sich hier erübrigt.

## Das Arteriensystem.

Nachdem wir bis jetzt das Venensystem der Octopoden und den zwischen dasselbe und das Arteriensystem geschalteten Kiemenkreislauf dargestellt haben, bleibt uns für unsere Betrachtungen nur noch der zweite Teil des Körperkreislaufes, das Arteriensystem, übrig. — Wie schon gesagt, führt die Vena branchialis an der der Leber zugekehrten Seite der Kieme nach hinten. An der Basis der Kieme angelangt, tritt sie etwas unterhalb der Gonadenmündung an den Harnsack heran; im männlichen Geschlecht, wo infolge der einseitigen Ausbildung des Ausführganges der Fortpflanzungsprodukte auf der rechten Seite der Penis fehlt, erreicht die Vena branchialis den Harnsack zwischen Kieme und Ureterpapille. Bemerkenswert ist, daß sie aber nicht den Harnsack durchquert, sondern sich rechts zwischen die die Duodenalschlinge umhüllende Tasche und die obere Harnsackwand, und links zwischen diese und Gonadenausführgang nebst Wasserkanal einkeilt. — In allen älteren Werken wird der Vena branchialis während ihres Verlaufes durch den Eingeweidesack der Name »Vorhof« beigelegt. Schon Milne-Edwards erkannte aber, wie unzulänglich dieser Name sei, und prägte für sie den Ausdruck »tronc branchio-cardiaque« (Lit.-Verz. Nr. 43). Trotzdem findet sich der unzutreffende Name immer noch in den modernen Lehrbüchern der Zoologie, so bei Hertwig, bei Claus-Grobben und Lang. In neuerer Zeit hat vor allem Naef (Lit.-Verz. Nr. 47) auf das Verfehlte der Annahme eines Vorhofes hingewiesen, indem er sowohl topographisch als auch entwicklungsgeschichtlich darlegte, daß der hintere Teil der Vena branchialis gar nicht, wie es der Name »Vorhof« voraussetzt,

innerhalb des Pericards liege; es handelt sich bei dem vorliegenden Gefäß also lediglich um eine Verlängerung der Vena branchialis. Eher wäre der Name »Sinus arteriosus« gerechtfertigt; denn das Gefäß entbehrt jeglicher Muskulatur in seiner Wand und zeigt ganz den Charakter der Körpervenen. Sein Verlauf behält die Richtung, die es an der Basis der Kieme hatte, bis in die Nähe des Herzens bei. Am lebenden Tier bläht es sich während der Systole des Herzens auf und erscheint dann spindelförmig; während der Diastole verliert es seine Spindelgestalt und schrumpft sogar zusammen. An konserviertem Material gleicht es in seiner Gestalt völlig einer Vene.

Gegen das Herz zu dreht sich nun die Kiemenvene etwas mehr nach innen und kommt so in die Wölbung zu liegen, die die hintere Außenwand der dorsalen Nebenkammer mit der oberen Außenwand der Hauptkammer der Harnblase bildet. Ihr Ende befindet sich demnach in der Concavität des unteren Bogens der S-förmig gekrümmten »Peritonealtube«. (Fig. 16, Taf. XXI.) An ihrer Einmündungsstelle in das Herz heben sich die beiden Venae branchiales deutlich ab, denn das stark muskulöse Herz sticht nicht nur durch seine gelblichere Färbung gegen die transparente Wand der Kiemenvenen ab, sondern zeichnet sich auch durch stärkere Krümmung seiner Wand aus.

Das Herz selbst repräsentiert einen Schlauch, der etwas aus der Medianebene nach rechts gerückt liegt, so daß die rechte Kiemenvene einen etwas kürzeren Weg zurückzulegen hat als die linke. Das Herz der ausgewachsenen Octopoden unterscheidet sich von dem der Decapoden wesentlich. Im Embryonalleben sollen nach Naef beide aber denselben Bauplan verraten, und in vielen Punkten an die Herzverhältnisse von *Nautilus* erinnern. Bei der topographischen Darstellung, die ich gebe, nehme ich aber von solchen Rücksichten Abstand.

Zunächst ist zu erwähnen, daß das Herz der Octopoden im Gegensatze zu dem der Decapoden nicht innerhalb der Visceropericardialhöhle liegt; wie wir wissen, hat diese bei den ersteren eine so weitgehende Reduktion erfahren, daß selbst das arterielle Herz aus ihr verdrängt wurde. Die renopericardialen Verbindungen, die bei den Decapoden noch zu recht bestehen, existieren bei den Octopoden nur noch in Gestalt der Nierenspritzen des Wassergefäßsystems. — Trotzdem entbehrt das Herz der Octopoden nicht des Herzbeutels, nur ist dieser eben kein Teil des Cöloms mehr.

Der auffallendste Unterschied in Bezug auf die Herzverhältnisse zwischen den beiden Unterordnungen der Dibranchiaten besteht aber in der Form des Herzens. Vor allem entbehrt das Herz der Octopoden

der bei Decapoden häufig zu beobachtenden Längsstreckung, insofern es bei ihnen vielmehr einen quergestellten Körper darstellt. — Doch auch Übergangsformen sind unter den Decapoden zu finden, die ein an die Octopoden erinnerndes Verhalten zeigen. So schreibt Appellöf (Lit.-Verz. Nr. 1) der *Veranya sicula* Krohn im Gegensatz zu dem sonst für Oegopsiden zutreffenden Verhalten ein quergestelltes, wenigstens einigermaßen dem Octopodenherz ähnliches Herz zu; und Naef sagt von dieser Form, daß sie am weitesten in Bezug auf das Herz von der Normalform des Oegopsidenherzens abgewichen sei. Aber auch die Herzen der ebenfalls von Appellöf (Lit.-Verz. Nr. 2) beschriebenen Arten, *Idiosepius pygmaeus* und *Sepiadarium Kochii*, sollen an die der Octopoden erinnern. Selbst die ganze Familie der Sepioliden und auch *Spirula* (Chun, Lit.-Verz. Nr. 9) haben Herzen, die sich vielmehr dem Octopodentypus als dem Oegopsidentypus ähnlich nennen lassen. Schließlich zeigt auch das Herz von *Nautilus* (Naef) eine Streckung in der Querrichtung und weist auch sonst manche Ähnlichkeit mit dem Octopodentypus auf, nur mit dem Unterschied, daß dort die an der rechten Seite austretende Kopfaorta obliteriert ist, während sich die linke erhielt. Derselbe Forscher hat zuerst auch für *Loligo vulgaris* nachgewiesen, daß das Herz der Cephalopoden sich ontogenetisch aus zwei Anlagen entwickelt, daß auch die Kopfaorta paarig auftritt, bei den Dibranchiaten aber auf späteren Entwicklungsstadien im Gegensatze zu *Nautilus* linksseitig obliteriert.

Genauere histologische Einzelheiten über den Bau des Herzens verdanken wir Marceau, dessen Resultaten ich nichts hinzufügen kann (Lit.-Verz. Nr. 37).

Die paarige Anlage des Cephalopodenherzens läßt am ausgewachsenen Tier noch dadurch eine Spur zurück, daß ein in der Longitudinalachse ausgespanntes Septum sein Lumen in zwei annähernd gleich große Räume zerlegt. (Man vergleiche hierzu die Abbildung eines Transversalschnittes durch das Herz von *Octopus vulgaris*. Fig. 12 auf Taf. XX und Lit.-Verz. No. 37.) In den meisten Fällen findet eine vollkommene Trennung in einen linken und rechten Herzraum statt; nur zuweilen weist das Septum vorn und hinten ein halbmondförmiges Lumen auf. Daß dieses Septum feine Muskelfasern enthält, scheint mir sehr wahrscheinlich zu sein, doch konnte ich es nicht mit Sicherheit feststellen. Auf jeden Fall ist es aber relativ zart im Verhältnis zu den gewaltigen Muskellagern des Herzens selbst. Am wenigsten verständlich war mir aber, daß das die Scheidewand auf beiden Seiten umsäumende

Endothel sich oben und unten nicht kontinuierlich fortsetzt, sondern sich scheinbar im Innern der Muskelpartien verliert. Das Herz weist nämlich in seinem Innern kein auskleidendes Endothel auf, sondern das Blut umspült die einzelnen Muskelbündel, sammelt sich, wenn es nicht dazu verwendet wird, in den großen Kreislauf überzutreten, in Hohlräumen, die wandungslosen Venen entsprechen, nimmt Kohlensäure aus den Geweben des Herzens auf, gelangt auf diese Weise nach der Außenseite, wo die Lacunen in eigenwandige Venen übergehen, und wird von diesen wieder dem Kreislaufe zugeführt.

Beim Eintritt der Kiemenvenen in das arterielle Herz konstatiert man auf jeder Seite das Vorhandensein eines Paares von Semilunarklappen. Schon Cuvier kannte deren Anwesenheit; eine Abbildung derselben existiert meines Wissens aber noch nicht. (Fig. 13, Taf. XX.) Bei der Systole legen sich die frei nach dem Herzinnern zeigenden Klappenenden fest aneinander; das Blut, das nicht sofort in die großen Gefäßstämme gelangt, staut sich in den unten und oben zwischen Herzwand und Klappenpaar gebildeten Taschen und kann nicht zur Kieme zurück.

Die Form des Herzens ist für alle Octopoden ziemlich dieselbe; nach hinten zu zeigt es eine convexe Krümmung und nach vorn eine stumpfe, abgerundete Kante; die Kopfaorta entspringt von der oberen Rundung des Herzens, aber nicht wie meist angegeben wird, vor der rechten Vena branchialis, sondern etwas hinter ihr. Das Blut, das durch sie dem Körper zugeführt wird, stammt aus der rechten Abteilung des Herzens. Die Genitalaorta entspringt von der hinteren convexen Rundung desselben, und die Aorta posterior etwas unterhalb der vorderen Kante.

Das Herz der Octopoden verlassen die bekannten drei großen Gefäßstämme, die sich für alle Gattungen der Cephalopoden nachweisen lassen, die Aorta cephalica, die Aorta posterior und die Aorta genitalis. Nur finden bei manchen Formen Reduktionen von dem als normal zu bezeichnenden Verhalten statt. Die Genitalaorta tritt besonders bei manchen Formen als Ast der hinteren Aorta auf. Betrachtet man ein derartiges Fehlen einer Genitalaorta als ein Zeichen höherer Organisation, so müßten die Oegopsiden (»wegen ihrer schwimmenden, ruhelosen Lebensweise«, Naef) in Bezug auf die Gefäßanordnung die größte Organisationshöhe erreicht haben.

Ich halte es aber für verfehlt, auf diesen einzigen Charakter hin die Oegopsiden als die höher organisierten Cephalopoden auffassen zu wollen. Vielmehr bin ich der Ansicht, daß Veränderungen vom nor-

malen Verhalten im Laufe der phylogenetischen Entwicklung bei den verschiedenen Typen parallel nebeneinander herlaufen; während z. B. das Nervensystem der Octopoden eine erstaunlich hohe Organisation aufweist, ist ihr Blutgefäßsystem unseren Begriffen nach sehr primitiv und erinnert wegen der sinuösen Ausbildung eines Teiles des Venensystems an das der niederen Mollusken. Auch die Sepioliden, die nach Naefs Meinung die meisten primitiven Charaktere in Bezug auf das Circulationssystem aufweisen, haben ein hoch organisiertes Nervensystem und sind ebenso wie die Sepiiden in bezug auf die Ausbildung ihres Auges am weitesten vorwärts geschritten.

Eine selbständige Genitalaorta kommt außer den Octopoden, für die sie von Milne-Edwards noch allein in Anspruch genommen wurde, allen Myopsiden, einschließlich *Spirula* zu; die Oegopsiden besitzen im allgemeinen keine selbständige Genitalaorta. Vigelius (Lit.-Verz. Nr. 53) gibt aber für die im Golf von Neapel äußerst seltene Species: *Thysanoteuthis rhombus* Trosch. das Vorhandensein einer Genitalaorta an; dieser Oegopside scheint also der einzige zu sein, der ein an die Myopsiden erinnerndes Verhalten zeigt. Außerdem weist *Nautilus* eine Genitalaorta auf. — Eine Aorta anterior (Art. cephalica) und eine Aorta posterior kommt allen Cephalopoden zu. Im Laufe der phylogenetischen Entwicklung treten aber zuweilen Verschiebungen auf, die sich mit den eingebürgerten, morphologischen Namen nicht decken. Bei Octopoden geht die hintere Aorta ebenso nach vorn wie die Kopfaorta; auch für die Sepioliden trifft der Name »Aorta posterior« nur teilweise zu.

### Aorta posterior.

Bei der Besprechung des Arteriensystems wenden wir uns nunmehr zunächst der Aorta posterior zu. Wie schon erwähnt, entspringt sie ziemlich weit vorn vom Herzen. Sie bezieht ihr Blut aus der rechten »Herzkammer«; ihre Ursprungsstelle wird von einem Klappenpaar umrahmt. Das Stück, dem der Name einer eigentlichen Aorta allein gebührt, ist von äußerster Kürze, denn gleich nach ihrem Austritt aus dem Herzen gabelt sie sich in zwei Stämme. Der untere ist bei weitem kräftiger ausgebildet als der obere. Der erstere legt sich der Vena cephalica an ihrer Gabelungsstelle in die beiden Cavaschenkel dicht an und zieht zunächst nach unten, dann nach vorn. Dies Gefäß wird von den älteren Autoren Arteria pallialis genannt; der größeren Genauigkeit halber empfiehlt es sich aber, es Art. pall. med. zu nennen. Ihre Funktion besteht weniger darin, den Mantel, sondern

ganz besonders die beiden Teile des Musculus adductor medianus pallialis zu versorgen; außerdem entsendet sie aber einen ziemlich stattlichen Ast an den After und den Ausführgang des Tintenbeutels.

Diese Art. pall. med. also zieht zunächst, ohne sich zu verzweigen, an der Seite des Enddarms entlang. An seiner medianen Seite tritt sie mit ihm in das Bindegewebe ein, das sich zwischen den beiden Teilen des Mittelmantelmuskels befindet. Dann krümmt sie sich nach links herüber und läuft genau median auf der Vena cephalica nach vorn. Etwa auf der Höhe der Mitte des genannten Muskels, kurz nach Abgang der an den After laufenden Arterie biegt die Art. pall. med. scharf, d. h. um mehr als 90 Grad, nach hinten-unten um, bis sie die Furche zwischen den beiden Teilen des Musc. add. med. pall. erreicht. Während dieses Verlaufes zweigt sich von ihr ein Gefäß ab, das die alte Richtung wieder einschlägt und ziemlich genau median nach vorn verläuft. Seines Vascularisationsbezirks wegen empfiehlt es sich, dieses Gefäß Art. musc. med. pall. anterior zu nennen. (Fig. 5, Taf. XIX.) Am Mantel angelangt, teilt sich die Art. pall. med. in zwei Äste, die ein Stück lang fast parallel nebeneinander herlaufen. Der eine von beiden läuft gerade in der Furche der beiden Teile des Mittelmantelmuskels nach hinten, kleine Zweige an ihn abgebend. Diese Arterie, die ich aus vergleichend-anatomischen Rücksichten Art. siphonalis zu nennen geneigt bin, zieht auch hinter dem Muskel immer median bis zur hintersten Spitze des Körpers an der Bauchseite entlang. Hier angekommen, löst sie sich schnell auf und bildet mit Zweigen der lateralen Mantelarterien einen anastomosenreichen, arteriellen Siphonalplexus. Der andere Zweig, welcher die Art. siph. eine kurze Strecke weit an ihrer linken Seite begleitet, dreht bald wieder nach vorn um und teilt sich hier in zwei Äste. Diese beiden Gefäße repräsentieren die eigentlichen Mittelmantelarterien. Der eine der beiden Teiläste biegt sofort nach links, der andre nach kurzem, medianem Verlauf nach rechts um. (Art. pall. med. sin. bezüglich dext.)

Den schon erwähnten Ast des Hauptstammes der Art. pall. med. der an den After und den Tintengang geht, nenne ich Arteria analis; dabei bin ich mir wohl bewußt, daß ich mich im Gegensatz zu gewissen Autoren befinde, die diesen Namen dem oberen Zweige der hinteren Aorta geben. Für eine exakte Nomenklatur halte ich das aber für unzulässig. Die z. B. von Naef mit Art. anal. bezeichnete Arterie geht an die Enddarmschlinge, nähert sich dem After bei einer normal großen *Eledone* aber höchstens auf 4 cm. Das Gefäß, das ich Arteria analis nenne, zweigt sich, wie schon erwähnt, etwa in der Mitte

des Musc. med. pall. von der Art. pall. med. ab, und legt sich dem Rectum ungefähr 4—5 cm hinter dem After an. Es zieht nach vorn an der der Medianlinie zugekehrten Seite des Enddarms, gerade in der Furche, die er mit der Kopfvene bildet. Feine Ästchen treten aus dieser Analarterie aus, die das Rectum selbst, aber auch die Vena cephalica und die beiden Nervi viscerales versorgen. Weiter vorn geht ferner ein stärkerer Ast von der Art. anal. ab, der im Dienste der Vascularisation derjenigen Mittelmantelmuskulatur steht, die direkt mit dem Vorderabschnitt des Enddarms verwachsen scheint. In unmittelbarer Nähe des Afters entspringt von ihr noch ein Ast, die Arteria ductus atrimenti, die sich über den Darm legt, zwischen rechtem Visceralnerven und Rectum nach vorn zu zieht, um dann rückläufig dem Tintengang bis zu seinem Austritt aus der muskulösen Leberkapsel zu folgen. Kurz hinter dem After teilt sich die Tintengangarterie in vier Äste; während der erste abermals rückläufig dem After zustrebt, um die vordersten Partien des Ausführwegs der Tintendrüse, den Sphincter ductus atrimenti (Girod) und die Dorsalwand des Afters mit den Languetten zu versorgen, behalten die anderen drei die einmal eingeschlagene Richtung bei. Der eine tritt an die Lebervene heran, versorgt sie und die umliegenden Teile der Leberkapsel, der zweite den vorderen Abschnitt ihrer Ventralwand, und der dritte schließlich folgt dem Tintengang bis tief in die Leber hinein; er findet sich auf der ventralen, schwach gekrümmten Seite des Tintenbeutels sogar bis zu seinem hinteren Ende. Girod hat zuerst richtig beobachtet, daß die Drüse und der Gang des Tintenorgans von verschiedenen Arterien und Venen vascularisiert wird. Die Tintendrüsenarterie ist zwar auch ein Zweig der hinteren Aorta, aber, wie wir gleich sehen werden, ein Teil der Arteria rectalis.

Nachdem wir dem Verlaufe des bei weitem wichtigsten Teiles der Aorta posterior gefolgt sind, wenden wir uns jetzt ihrem zweiten Teile, der Arteria rectalis, zu. Dieses Gefäß, das Naef Arteria analis nennt (statt »rectalis« könnte man auch »analis posterior« sagen), geht zunächst innerhalb der die paarigen Harnsäcke trennenden Ligamentduplikatur nach vorn, legt sich der Vena cephalica, aber im Gegensatz zur Art. pall. med., oberhalb derselben an und biegt, der Krümmung des Spiralmagenabschnittes des Sinus mesentericus nachgehend, nach unten aus. Die Arteria rectalis kreuzt die den Anfangsteil des Enddarms einschließende Bauchfelltasche und gelangt, etwas mehr rechts von der Medianebene an die sich nach hinten krümmende Fläche der muskulösen Leberkapsel, die hier im Begriffe ist membranös zu

werden und den von Cuvier aus der Anatomie der Säugetiere übernommenen Namen »Diaphragma« trägt. Hier angelangt, teilt sich diese Arterie. Ein Ast, die Arteria pancreatica, durchbohrt das Diaphragma; wie ihr Name besagt, versorgt sie das Pancreas, außerdem aber auch die hinteren, drüsigen Partien des Tintenbeutels. Girod (Lit.-Verz. Nr. 16) hat in seiner Arbeit über den Tintenbeutel den Verlauf dieser Arteria pancreatica genau beschrieben; ich kann seine Resultate bestätigen, übergehe deshalb ihre Darstellung. Ein anderer Zweig der Arteria rectalis geht nach links ab, bis er die Mediane erreicht, biegt da, wo die Vena pancreatica in das gleichnamige Organ eintritt, um 90 Grad um und zieht rückläufig nach hinten. Seine Funktion besteht darin, die Gallengänge zu vascularisieren. Diese Arteria ductuum hepaticorum verläuft in dem Ligament, in das jene eingelagert sind, durchbohrt innerhalb desselben die nach vorn gekehrte Wand des hinteren Teils des Sinus mesentericus und vascularisiert dort auch das den Blinddarm aufhängende Spiralseptum. — Der dritte Teil der Arteria rectalis biegt, am Diaphragma angekommen, zunächst nach rechts um, läuft dann innerhalb der Bauchfelltasche, die das Rectum umhüllt, nach hinten, und folgt der sogenannten Duodenalschlinge. Am hinteren Ende derselben angelangt, ändert die eigentliche Art. rectalis ihre Richtung von neuem und läuft an der Seite der gleichnamigen Vene auf dem Enddarm nach vorn weiter, bis sie das Vascularisationsgebiet der Analarterie erreicht.

Nachdem wir die zwei Hauptstämme der hinteren Aorta behandelt haben, bleibt uns bei der Besprechung derselben nur noch übrig, einiger kleinerer Zweige dieser Aorta Erwähnung zu tun. Hierbei handelt es sich um zwei paarig auftretende Äste, die sich lediglich in Bezug auf ihre Länge unterscheiden; das resultiert erstens aus der Verlagerung des Herzens aus der Medianebene nach rechts und zweitens daraus, daß die Aorta posterior nicht genau median, sondern auch etwas mehr rechts der Längsachse des Herzens entspringt. Abgesehen hiervon mangeln im männlichen Geschlechte dem einen der nach rechts gehenden Gefäße gewisse Zweige; das erklärt sich wieder aus der einseitigen Anlage der Geschlechtswege beim Männchen.

Ich begnüge mich damit, die beiden links verlaufenden Gefäße zu besprechen. Ihr Ursprungsort ist nicht genau festzulegen, weil die hintere Aorta sehr kurz ist; manchmal entspringt nämlich eins dieser Gefäße von der Art. rectalis; auf der rechten Seite zuweilen auch von der Art. pall. med. In jedem Falle verlaufen sie aber etwas oberhalb der vorderen, schwach convexen Kante des Herzens, aber außerhalb

des Pericards. Ihre Richtung ist zunächst genau parallel; dann divergieren sie aber etwas, ungefähr um 45 Grad. Der kleinere Ast der beiden, die Arteria cordis branchialis, geht etwas mehr nach vorn zu und legt sich ventral um die Vena branchialis, gerade bei deren Eintritt ins Herz, herum und zieht dann nach oben zu. Darauf tritt die Art. cord. branch. an die dorsale Seite des Vena-cava-Schenkels, wo er mit der oberen Harnsackwand verwachsen ist, gibt dort einen Ast ab, der nach vorn dem Hohlvenenschenkel folgt und auch einen Ast an die »Peritonealtube« abgibt. Der Hauptzweig der Kiemenherzarterie folgt aber der Krümmung der Vena cava, bis zu deren Austritt aus dem Kiemenherz, biegt darauf nach unten um, um die Ventralseite des Kiemenherzens zu versorgen. Ein Ast dieser Arterie geht dann noch weiter nach vorn zu, legt sich über die Vena branchialis nach links herüber, kreuzt die Art. branch. und tritt in innige Verbindung zum Kiemennerven, den sie bis zur Spitze der Kieme verfolgt. Dies Gefäß hat weder Joubin noch Schaefer beschrieben. Daß beide Forscher dieses nicht unansehnliche Gefäß übersehen haben, läßt sich meiner Ansicht nach nur daraus erklären, daß beide nur speziell auf Kiemen und nicht total injiziertes Material ihren Untersuchungen zugrunde gelegt haben. Milne-Edwards hat dieser Art. nerv. branch. als erster Erwähnung getan; sie kommt aber nicht nur den Octopoden zu, sondern scheint auch den Decapoden nicht zu fehlen; denn Appellöf (Lit.-Verz. Nr. 1) hat ihr Vorhandensein für *Chaunoteuthis mollis* (Appellöf) beschrieben, und sie für ein abweichendes Verhalten für diese Form erklärt. Er gibt auch an, daß eine Kiemennervarterie von allen anderen, die Circulation der Cephalopodenkieme betreffenden Literaturangaben nicht erwähnt wird. — Außer der Vascularisation des Kiemennervs liegt diesem Gefäße noch besonders die Versorgung der die Blutdrüse umhüllenden Muskulatur (»ligament charnu« Cuviers) ob. Daß die Blutdrüse selbst davon Zweige erhält, scheint mir zweifelhaft zu sein.

Der andere der kleinen Äste der Aorta posterior geht zur Vena branchialis und begleitet diese an deren Dorsalseite bis dahin, wo sie sich in die Furche einkeilt, die von der hinteren Wand der Harnsacknebenkammer und der oberen Wand der Hauptkammer der Harnblase gebildet wird. An deren Innenseite bleibt diese Arterie, die ich geneigt bin Arteria aquaeductus Krohni zu nennen, weil sie hauptsächlich das von Krohn entdeckte Wassergefäßsystem versorgt, nebenbei aber auch in den Dienst der Vascularisation der Pericardialdrüse und des Ureters tritt. (Fig. 16, Taf. XXI.) Ist diese Art. aqu. Kr. etwa auf der Mitte der Dorsalseite der Vena branchialis angelangt, so ent-

springt von ihr die Ureterarterie, deren einer Ast zum Kiemenganglion nach links zu geht, während der andre Ast außer der Ureterpapille noch den Wimpertrichter, die Mündung des Wasserkanals in den Harnsack, versorgt. — Der Hauptzweig dieser Arterie beschreibt eine S-förmige Kurve und zieht an der proximalen Seite des Wasserkanals (Aquaeductus Krohni) nach vorn zu. Da wo derselbe sich zur Ampulle (» flaschenförmige « Erweiterung Grobbens) der Pericardialdrüse erweitert, teilt sich dieses Gefäß in die eigentliche Arterie des Wasserkanals, die über ihn hinwegzieht, um ihn an seiner distalen Seite nach hinten zu bis zu seinem Eintritt in die Genitalkapsel zu begleiten; ferner in einen Zweig, die Arteria gonoducalis, dem Ausführgang der Geschlechtsprodukte folgend, und beim Männchen Penis mit Divertikel (rechts fehlend), beim Weibchen Eileiterdrüse und Vagina versorgend (auf beiden Seiten vorhanden). Ein dritter Ast der Wasserkanalarterie geht unter dem Wasserkanal, nahe seiner Mündung in die flaschenförmige Erweiterung um den Kiemenherzanhang, hinweg und legt sich auf die der Dorsalseite zugekehrte Wand der Pericardialdrüsenkapsel, um diese zu versorgen. Diese Art. amp. gland. peric. entsendet von hier aus ein schwaches Gefäß an den vordersten Teil des Wassergefäßsystems, wendet sich dann nach außen zu, vascularisiert die Kapsel der Kiemenherzdrüse und greift dann auf die umgebende, pericardiale Haut des Kiemenherzens selbst über, dessen dorsale Partien sie versorgt.

### Aorta genitalis.

Der zweite Hauptstamm, der das Herz verläßt, ist die Aorta genitalis. Wie schon erwähnt, tritt sie etwas oberhalb der hinteren, convexen Rundung aus dem Herzen aus und verläuft in gerader Richtung nach hinten. An der vorderen Wand der Genitalkapsel teilt sich diese Aorta in zwei gleich starke Stämme, die gemeinsam die Genitaltaschenwand durchbohren. Nicht bestätigen kann ich die Angabe Vigelius', daß im männlichen Geschlechte die Aorta und Vena genitalis vom Wasserkanal begleitet werden sollen. Vielmehr fand ich für das weibliche Geschlecht ebenso wie für das männliche, daß die Genitalaorta an die Ovar-, bezüglich Hodenkapsel an deren vorderem Pole herantritt, während die Wasserkanäle (beim Männchen ist nur der linke voll ausgebildet) an den beiden Seiten der Genitalkapsel münden. — Der Hoden ist innerhalb seiner Tasche mittels eines eine Duplikatur des sie auskleidenden Endothels darstellenden Mesorchiums aufgehängt; in diesem Bande verstreichen sowohl die Hodenvene als auch die beiden Zweige der Genitalaorta gegen die Keimdrüse zu. Der eine Ast dient

lediglich dem Hoden zur Vascularisation, während der andere beim Männchen nach links ausbiegt, um die Samendrüsen und den Spermatophorensack zu versorgen. — Im weiblichen Geschlechte, wo der Leitungsapparat paarig ausgebildet ist, Teile desselben aber nicht in der Genitalkapsel liegen, dienen beide Arteriae ovarii dazu, die Keimdrüse zu versorgen. Die Keimdrüsenarterie weist für die zwei Geschlechter auch gewisse Unterschiede auf; während die Arteriae ovarii sich baumförmig verästeln und innerhalb des Aufhängebandes eines jeden Eies je ein kleines Gefäßästchen anzutreffen ist, zeigt die Arteria testis eine viel unregelmäßigere, für die verschiedenen Formen sehr voneinander abweichende Art der Aufteilung. — (Man kann sagen, daß fast für jedes männliche Individuum die Hodenarterie andere Verlaufsarten aufzuweisen hat. Stets kann man aber oberflächliche und tiefere Gefäßäste konstatieren. Ob nun die oberflächlicheren die serösen Häute des Keimepithels und die den tieferen Zonen angehörigen dieses selbst versorgen, oder ob beide dasselbe zu verrichten haben, vermochte ich nicht zu entscheiden. Denn, wie gesagt, kommt es bei der sehr unregelmäßigen Anordnung der Hodengefäßverteilung häufig vor, daß einerseits nur wenige Zweige den oberflächlichen Zonen angehören, anderseits die meisten oberflächlich verlaufen. Um eine genauere Aufklärung dieser mir bisher nicht bekannt gewordenen Verhältnisse geben zu können, behalte ich mir vor, histologische Studien an injiziertem Material über die Vascularisation der männlichen Keimdrüse vorzunehmen.)

Noch ist zu erwähnen, daß die Genitalaorta, bevor sie in die Kapsel der Keimdrüse eintritt, mehrere kleine (zwei bis vier) Zweige entsendet, die sich ebenso wie die oberflächlichen Genitalvenen fingerartig auf ihr nach hinten zu ausbreiten. (Fig. 15, Taf. XXI.) Beim Männchen wird auch das Mesorchium von kleinen Zweigen der Hodenarterien versorgt.

### Verlauf der Aorta cephalica bis zur Leberbasis.

Der bei weitem größte Hauptstamm, der das Herz verläßt, ist die Aorta cephalica (Aorta anterior). Wie schon den ältesten Autoren bekannt war, ist sie dasjenige Gefäß, welches im Dienste der Vascularisation der vorderen Partien des Eingeweidesacks und des Kopfes steht. Ihre Abbildung durch DELLE CHIAJE weist viele Mängel auf, während die Darstellung CUVIERS bedeutend mehr Anspruch auf Richtigkeit machen kann.

Am Eingang in die Kopfaorta befindet sich ein Paar Semilunar-

klappen, deren freie Säume nach vorn zu zeigen. Was den Verlauf der Kopfaorta durch den Eingeweidesack anbelangt, so sei zunächst erwähnt, daß sie sich gleich nach ihrem Austritt aus dem arteriellen Herzen auf der rechten Seite oben um die den Enddarm enthaltende Bauchfelltasche herumlegt, sich dann aber wieder der Mediane zuwendet und oberhalb der Leber nach dem Kopfe zu verstreicht. Gleich nachdem die Aorta den Beutel des Herzens durchbrochen hat, gibt sie einen kleinen Zweig an diesen und die rechts liegenden, ventralen Partien der Wand des hinteren Abschnittes des Mesenterialsinus ab. Hat sie auf ihrem Verlauf nach oben zu die der dorsalen Mantelhöhle zugekehrte obere Wand des Mantels erreicht, so entsendet sie in das Bindegewebe, das sich zwischen dem letzteren, der Genitalkapsel und dem Spiralmagenteil des großen Rückensinus ausbreitet, von ihrer oberen Seite ein Gefäß, das der Vascularisation des Mantels dient. Zuweilen entstehen unmittelbar nebeneinander zwei derartige seitliche Mantelarterien, ein Verhalten, wie es für die echten Octopoden zutrifft, während bei *Eledone* beide einen sehr kurzen, gemeinsamen Stamm aufzuweisen haben. — Wegen der asymmetrischen Lage der Kopfaorta ist es nicht verwunderlich, daß der rechte Zweig der lateralen Mantelarterie bedeutend kürzer ist als der linke. Was die rechte Arteria pallialis lateralis anbetrifft, so möchte ich zuerst erwähnen, daß sie nach kurzem Verlauf im pallio-visceralen Bindegewebe an den Mantel von unten herantritt und dort ein Gefäß entsendet, das an den Musculus depressor infundibuli geht. Dieses folgt ihm von seiner Insertion am rudimentären Schulp an bis zum Trichter. Während dieses Verlaufes gibt die Art. musc. depr. infund. dext. häufig kleinere Zweige an den Muskel, die seitlichen Partien der muskulösen Leberkapsel und den schon erwähnten, meines Wissens bisher noch nicht beschriebenen Muskel ab, der ebenfalls am Schulp inseriert und mit seinen Fasern in die Kapsel der Leber übergeht. Ganz vorn angelangt, tritt diese Arterie ans Sternganglion heran, das sie ebenso wie auch den hinteren Teil des Nervus pallialis versorgt. Wegen dieses Verlaufsgebietes könnte man der Art. musc. depr. infund. auch den (morphologisch betrachtet vielleicht berechtigteren) Namen »Arteria stellata« geben. — Der Hauptstamm der lateralen Mantelarterie dringt aber, nachdem ihn das eben genannte Gefäß verlassen hat, am Schulp angelangt, sofort in die Tiefe des Mantels ein; ist er in die bindegewebige Zone gekommen, die sich zwischen den beiden Radiärmuskellagen des Mantels ausbreitet, so teilt er sich in vier regelmäßig auftretende Äste. Der erste behält die alte Richtung bei und dringt bis zur Oberfläche des

Mantels durch, wo er unter der Haut als Arteria subcutanea posterior ein ausgedehntes Gefäßnetz bildet; seine Funktion besteht darin, die hinteren Partien der Haut und die oberflächlichen Muskeln der Dorsalseite des Mantels zu versorgen. Der größte Ast der lateralen Mantelarterie, der innerhalb der Radiärmuskelzone verläuft, zieht aber in der Richtung nach hinten-außen, gibt häufig Zweige ab, die sich in den Muskeln der äußeren und inneren Lage aufteilen und bildet schließlich am hinteren Körperpole mit der schon vorher erwähnten Arteria siphonalis, die ein Zweig der Aorta posterior ist, einen arteriellen Siphonalplexus an dem auch noch eine weitere Arterie, die später erwähnt wird, teil nimmt. Der dritte von der lateralen Mantelarterie kommende Zweig gehört ausschließlich den obersten Mantelpartien an; die Verlaufsrichtung dieser Arteria pallialis superior zeigt nach vorn-oben und vorn-innen zu. Ihr Vascularisationsbezirk reicht bis zum vorderen Drittel des Mantels. Der vierte Ast schließlich, der schwächst entwickelte, zieht nach außen, nachdem er sich um den rudimentären Schulp (*Eledone*: Appellöf, Lit.-Verz. Nr. 3) gelegt hat; diese Arteria pallialis exterior versorgt die äußersten, seitlichen Partien des Mantels, und ihre Endverzweigungen dringen bis zu seiner Ventralseite vor. — Die Aufteilung der linken lateralen Mantelarterie ist dieselbe, wie die bei der eben beschriebenen rechten. Bevor aber diese den rudimentären Schulp der linken Seite erreicht, muß sie die ganze Strecke oberhalb des Eingeweidesacks im pallio-visceralen Bindegewebe zurücklegen. Es war schon erwähnt worden, daß diese Art. pall. lat. sin. während dieses Verlaufes in transversaler Richtung äußerlich die Grenze zwischen mittlerem und hinterem Teil des Sinus mesentericus kennzeichnet. (Zu sehen: Fig. 3, Taf. XIX.) Sie zieht also im Bogen nach links herüber, und gibt, wenn sie auf der Höhe des Eingeweidesacks angelangt ist, ein Gefäß ab, das zunächst im Bindegewebe, dann aber auch innerhalb der Mantelmuskellagen genau nach hinten zieht; als Art. pall. dorsalis oder Art. siph. sup. könnte man dieses Gefäß bezeichnen, denn es ist das dritte, das an der Bildung des arteriellen Siphonalplexus beteiligt ist. Ohne noch weitere Zweige abzugeben, läuft die linke laterale Mantelarterie bis zum Schulp dieser Seite, wo sie sich genau in derselben Weise, wie für die rechte gleichnamige Arterie beschrieben wurde, aufteilt.

Die Aorta cephalica tritt bei der Abgabe der seitlichen Mantelarterien an den Sinus mesentericus heran, und zwar in der Weise, daß sie sich zwischen ihn und die rechte Peritonealtube eindrängt. Dieser gemeinsame Verlauf beginnt bei der hinteren Kommunikation der

Tube mit dem Sinus. Wie schon erwähnt, findet diese Kommunikation derart statt, daß sich ein Zweig der Tube halbkreisförmig unten um die Aorta legt und sowohl mit dem hinteren als auch mit dem mittleren Teil des Sinus in offener Verbindung steht (s. Textfig. 11). Zuweilen wird auch das gleichzeitige Auftreten einer oberhalb der Aorta herumgreifenden Kommunikation konstatiert; in diesem Falle schließt sich um die Aorta ein venöser Ring. — Unmittelbar hinter dieser Kommunikation biegt die Art. pallialis lat. sin. nach links herüber, um die Grenzlinie zu erreichen, die durch die beiden Teile des Sinus gebildet wird. Die Aorta zieht der rechten Seitenrundung des Kaumagenteils anliegend nach vorn der Mediane zu. Etwa auf der Höhe der Leberbasis angelangt, zweigt sich ein anderes Gefäß nach vornunten von der Aorta ab, die Arteria hepatogastrica. Wie ihr Name besagt, steht dieses Gefäß im Dienste der Vascularisation der Leber und eines Teiles des Verdauungstractus. In ihrem Verlaufe ist sie genau auf den Mittelpunkt der Leber zu gerichtet, in die sie in der Sagittalebene eindringt, und zwar an der tiefsten Stelle der Einbuchtung dieses Organs, in die der Kaumagenabschnitt des Sinus mesentericus, wie schon erwähnt, gerade hineinpaßt. Bei älteren Autoren fand ich die Angabe, daß zwei Leberarterien vorhanden seien; ich habe aber etwas derartiges nie feststellen können. Die Arteria hepatica verästelt sich sofort nach ihrem Eintritt in die Leber baumförmig, ohne sich erst in ein typisches Doppelgefäß zu zerlegen. Außerhalb der Leber entspringt von der Arteria hepato-gastrica aber ein zweigeteiltes Gefäß, das die Autoren vielleicht zu dem Irrtum der Annahme einer doppelten Leberarterie verleitet hat. Diese Arteriae gastricae I. und II. versorgen den Kaumagen und das Spiralcöcum; kurz nach ihrer Teilung durchbohrt jede selbständig die Wand des mittleren Sinusteils. Während nun die Arteria gastrica I. lediglich den Kaumagen vascularisiert, gibt die Arteria gastrica II. außer Zweigen an die vordersten Partien des Kaumagens hauptsächlich zwei Äste an das Spiralcöcum ab, die auf der Darmkommunikation zwischen den beiden Organen verlaufen. Am Spiralcöcum angelangt, biegt der linke Ast weiter nach links herüber, um an den blinden Zipfel dieses Magens heranzutreten, während der rechte Ast den Hauptteil des Organs und den innerhalb des Sinus mesentericus liegenden kurzen Abschnitt des Enddarms mit Blut versorgt. — In der Höhe der Mündungsstelle der rechten »Peritonealtube« in den Sinus tritt auch die Aorta in ihn ein. Schon Cuvier hat beobachtet, daß die Kopfarterie in die Tasche des »Peritoneums« eintritt, die sich oberhalb der Leber,

aber innerhalb ihrer muskulösen Hülle ausdehnt. Obwohl eine derartige Annahme nicht ganz richtig ist, ist sie doch von allen späteren Beobachtern übernommen worden. Die Aorta tritt nämlich nicht innerhalb der Leberkapsel in den Sinus ein, sondern schon vorher in den mittleren Teil des Sinus und durchbohrt dann erst selbständig das zwischen ihm und seinem vorderen Teil ausgespannte Septum transversum. Ein abnormer Fall, wo die Aorta in die rechte Peritonealtube ging, um innerhalb derselben in den Vorderabschnitt des Sinus einzutreten, wurde von mir einmal für *Eledone* beobachtet. — Die Aorta durchbohrt demnach nicht, wie Cuvier angibt, das »Diaphragma«, sondern tritt innerhalb des Mesenterialsinus durch die Spalte der Leberkapsel, die zu seinem Durchtritt benötigt wird, in diese ein.

### Die Aorta cephalica innerhalb des Sinus mesentericus.

Welchen physiologischen Wert der relativ kurze, zweigarme Verlauf der Aorta innerhalb des Sinus mesentericus hat, ist mir nicht klar geworden. Wie sich aber ein derartiges Verhalten herausbilden konnte, wird verständlich, wenn man in Rücksicht auf die weiter oben dargetane Hypothese, daß der vordere Teil des Sinus nach Art einer Zwerchfellhernie in die Leberkapsel hinein eingestülpt wurde, annimmt, daß die Aorta, die früher parallel dem Oesophagus innerhalb der muskulösen Leberkapsel verlief, wie wir es heute noch bei den Sepioliden antreffen, in die »Bauchfelltasche«, in der sich der Kropf befindet, mithineinbezogen wurde.

Kurz nach dem Eintritt der Aorta cephalica in den Sinus mesentericus gibt sie verschiedene, inkonstant auftretende Zweige an Oesophagus und Kropf ab. Meist existieren drei solcher kleiner Ästchen; zuweilen können sie aber auch ganz fehlen. Ist dies der Fall, so kann man beobachten, daß die Versorgung des Kropfes durch einen schwachen rückläufigen Ast der vorhin beschriebenen Arteria gastrica I. geschieht. —

Es dürfte angezeigt sein, an dieser Stelle auseinander zu setzen, wie die Circulation in den Organen stattfindet, die in sinuösen Teilen des Venensystems liegen und vom Blute umspült werden: Mittelst relativ zarter Gefäße wird das arterielle Blut nach den betreffenden Organen gebracht, in denen die Auflösung in Capillaren erfolgt. Das Blut nun, das seinen Sauerstoff an die umliegenden Gewebe abgegeben und Kohlensäure aufgenommen hat, sammelt sich in wandungslosen Lacunen, die überall zahlreich zwischen den Zellkomplexen der Gewebe, die in solchen Bluträumen liegen, zu finden sind. Derartige Gewebs-

lacunen stehen mit dem Sinus, in dem die Organe gebadet liegen, in offener Kommunikation.

Wenden wir uns nunmehr wieder der Kopfaorta zu! An der vorderen Grenze der Leber angekommen, ist sie mittelst eines Ligaments, das ein schwaches Gefäß führt und an der rechten Seite der Eintrittsstelle des Oesophagus in den Kropf inseriert, am Kropf befestigt (Textfig. 9).

Ferner ist zu sagen, daß in den meist schematischen Abbildungen älterer Autoren die Aorta cephalica im vorderen Teile des Eingeweidesacks genau medial gezeichnet wird. Dem ist aber nicht so; stets zeigt die Aorta die Tendenz, in großem Bogen nach rechts auszubiegen. So kommt es oft vor, daß sie von der rechten Speicheldrüse fast völlig verdeckt wird oder auf deren Oberseite in einer tiefen Furche nach der Mitte des Kopfknorpels zu zieht. Zuweilen ist die Ausbuchtung der Kopfaorta aber noch stärker, so daß sogar ganz beträchtliche Abweichungen vom normalen Verhalten eintreten können, von denen weiter unten berichtet werden wird. Trifft das normale Verhalten zu, so verläßt die Aorta den Sinus mesentericus unmittelbar oberhalb der Stelle, wo die Vena perioesophagealis in ihn mündet. Es ist nicht zu verwundern, daß bei älteren Autoren viele Irrtümer über die topographischen Verhältnisse dieser Region zu finden sind; denn bei der Präparation stößt man auf recht komplizierte Bauverhältnisse. Nur an der Hand einer guten Injektion ist es möglich, das Durcheinander der sich hier kreuzenden Gefäße zu entwirren. Auch die harte Konsistenz des Kopfknorpels und die kräftig entwickelte Nackenmuskulatur setzen der Präparation große, nur mit Vorsicht zu überwindende Schwierigkeiten in den Weg. Ich hoffe aber, daß es mir gelungen ist, diese Verhältnisse ihrer endgültigen Lösung um vieles näher gebracht zu haben.

### Der vordere Teil der Aorta cephalica.

Unmittelbar nach Verlassen des Sinus mesentericus durchbohrt die Kopfaorta die vorn relativ dünne Leberkapsel und entsendet von ihrer Oberseite zwei hintereinander liegende stattliche Gefäße, welche die muskulösen Partien des Nackens mit Blut versorgen; das sind die Arteriae collares. Über die nun zu erwähnenden Gefäße, die Arteriae salivales, finden sich in der Literatur schon frühzeitig Angaben, sowohl bei Cuvier als auch bei delle Chiaje; aus neuerer Zeit sind die Arbeiten Milne-Edwards' und Joubins anzuführen, die über diese Arterien berichten. Der erstere (Lit.-Verz. Nr. 43) nimmt für die paarig angeordneten Gefäße eine asymmetrische Anlage an, und Joubin

(Lit.-Verz. Nr. 30) verlegt ihren Ursprung auf die Oberseite der eben durch die Teilung aus der Aorta entstandenen Arteriae brachiales. Wegen dieser sich in der Literatur findenden Widersprüche empfiehlt es sich, eine genauere Beschreibung dieser Gefäße zu geben. Beide entspringen von der Ventralseite der Aorta, gerade an der Stelle, wo sie im Begriff ist, sich in ihre beiden Äste, die Brachialarterien, zu zerlegen. Unmittelbar nach ihrem Abgang zerfällt jede Arteria salivalis in zwei Zweige, die Arteriae buccales und die Arteriae gland. saliv. post. — Joubin, der eine eingehende Beschreibung der Speicheldrüsen der Cephalopoden gegeben hat, verfiel in den Irrtum, daß die Buccalarterien lediglich die vorderen Speicheldrüsen (glandes salivaires extrabulbaires), wohl auch noch die unpaare, sublinguale (glande salivaire intrabulbaire) vascularisierten. Cuvier und delle Chiaje kannten aber schon besser die Funktion der Buccalarterien, indem der erstere z. B. schreibt, daß sie sich »à la masse de la bouche« begibt, und delle Chiajes Abbildung zeugt von einigermaßen genauer Beobachtung. Verschiedener Einzelheiten wegen, die erst nach genauerer Begrenzung des Sinus venosus buccalis, der 1845 zum ersten Male von Edwards erwähnt wurde, zutage treten, empfiehlt es sich, hier eine eingehende Darstellung der Buccalarterien zu geben. Richtig ist Joubins Angabe, daß die Arteria buccalis jeder Seite mit der zugeordneten Arteria glandulae salivalis posterioris gemeinsame Wurzeln hat. Er hat aber, wie schon erwähnt, die Ursprungsstelle dieses gemeinsamen Stammes viel zu weit nach vorn und auf die Oberseite der Armarterien verlegt. Ohne Zweifel entspringen diese Stämme aber auf der der Leber zugewandten Seite der Aorta cephalica. Es ist durchaus nicht leicht, einen ganz bestimmten Ort des Ursprungs für die vorliegenden Gefäße festzulegen, denn abgesehen von individuell abnormen Anlagen, von denen eine Milne-Edwards vielleicht gerade zur Untersuchung kam, ist das Gewirr der hier verlaufenden Gefäße und Nerven schwer aufzuklären. Mein Befund geht nun dahin: Betrachten wir die Ventralseite der Aorta cephalica an ihrer Teilungsstelle in die zwei Armarterien, so können wir beobachten, daß zwei ansehnliche Stämmchen von ihr genau nach unten zu entspringen. Fast unmittelbar nach ihrem Ursprung teilen sie sich, und während der eine Ast weiter nach unten zu strebt, um, den Oesophagus begleitend, innerhalb der Vena perioesophagealis (ductus Edwardsi) zum Schlundkopf vorzudringen, zeigt das andre Gefäß (Art. gland. saliv. post.) eine merkliche Richtungsänderung nach oben. Es durchbricht die Wand der Vena perioesophagealis, biegt darauf nach hinten um,

durchbohrt selbständig nach völlig rückläufigem Verlauf die vordere Wand des Sinus mesentericus, dem es an dieser Stelle ein kleines Zweigchen zukommen läßt, und teilt sich innerhalb des Sinus in zwei gleichstarke Stämme, die in die vom Blute des Vorderabschnittes des Sinus umflossene Speicheldrüse eintreten. Die Circulation in den Speicheldrüsen wird von JOUBIN folgendermaßen dargestellt. Das Blut, das in den relativ kleinen Arterien den Drüsen zuströmt, dringt in die Tiefe derselben ein, um sich daselbst capillar aufzulösen. Das venöse Blut sammelt sich in den Gewebslücken zwischen den Drüsengängen und tritt durch die »poröse Membran« (JOUBIN) dieses Organs in den Sinus heraus; ein derartiges Verhalten wurde von mir durch Injektionen bestätigt. (Textfig. 9 und Fig. 17 auf Tafel XXI.)

Der andere Zweig jeder dieser Arterien, die beiden Arteriae buccales, gehen, wie schon erwähnt, innerhalb der Vena perioesophagealis nach vorn zu. Während dieses Verlaufes geben sie im allgemeinen keine Gefäße ab; einmal fand ich jedoch, daß von der linken Buccalarterie ein Ästchen zum Oesophagus ging. Vor Abgabe dieses Astes war sie merklich kräftiger entwickelt als die rechte. Das Interessanteste ist hierbei, daß diesem abnormen Exemplar das weiter oben erwähnte Ligament zwischen Aorta und Speiseröhre, zugleich das darin verlaufende Gefäß, völlig fehlte. Demnach scheint es mir nicht ungerechtfertigt anzunehmen, daß der Oesophagus während seiner Gehirnpassage von kleinen Ästchen dieser Arteria ligamenti begleitet wird. Sind die Buccalarterien am Schlundkopf angelangt, so entfernen sie sich etwas vom Oesophagus und geben da, wo sich die Vena perioesophagealis zum Sinus buccalis erweitert, je ein Gefäß ab, das die distale Sinuswand durchbohrt, um den muskulösen Ring, der sich um den hinteren, in eine Vertiefung des Kopfknorpels eingebetteten Teil des Schlundkopfes legt, mit Blut zu versorgen. — Gleich darauf entspringt von jeder Buccalarterie ein kleines Ästchen, das auf der Ventralseite des Schlundkopfes verläuft, um die unpaare, sublinguale Speicheldrüse und auch die hinteren Teile der Radula zu versorgen. Der Hauptstamm der Art. buccalis legt sich aber der Unterseite der vorderen Speicheldrüse an und strebt nach vorn-außen. Während dieses Verlaufes gibt jeder der beiden zunächst einen Ast an die Speicheldrüse ab, und kurz darauf ist er mittels eines Ligaments am Oesophagus befestigt, in dem eine Arterie eingebettet liegt (Arteria oesophagealis), die ihn bis zum Munde begleitet (Fig. 18 auf Tafel XXI). Auf derselben Höhe ungefähr wie die Arteria oesophagealis geht nach unten ein kleines Gefäß ab, das die innere Wand des buccalen Becher-

sinus durchbohrt, um die Muskeln des hinteren Teils des Schlundkopfes zu vascularisieren. Darauf durchsetzt die Buccalarterie die vordere Wand des Sinus, der hier seine geringste Ausdehnung aufzuweisen hat; vorher tritt sie unter dem Vorderrand der Speicheldrüse hervor, die auf jeder Seite in eine Vertiefung des Schlundkopfes paßt. Die Arterie muß deshalb eine Richtungsänderung nach außen-unten vornehmen. So verläuft sie bis in die Nähe der Ringlippe. — Kurz nach ihrem Austritt aus dem Sinus gibt die Buccalarterie von neuem einem Gefäß die Entstehung, das nach oben zu verläuft, um sich in den dorsal gelegenen Muskelpartien des Schlundkopfes (»Oberkiefermuskulatur«, Heinrich) aufzuteilen. Rückläufige Äste ziehen unter der oberen Innenwand des Bechersinus nach hinten und dringen in die Tiefe des Schlundkopfes ein; hier besorgen sie die Vascularisation des »Intermaxillarmuskels« (Heinrich, Lit.-Verz. Nr. 23). Der Hauptstamm der Arterie legt sich hierauf über die außerhalb des Sinus liegenden, seitlichen Muskelpartien und gibt während dieses Verlaufes ein dem vorigen parallel verlaufendes Gefäß ab, das die Lippen mit Blut versorgt. (Arteria labialis superior sin. bezüglich dext.). Nach kurzem Verlauf in gleicher Richtung geht der Hauptstamm in die Tiefe der Schlundkopfmuskulatur, indem er nach unten zu umbiegt; vorher entspringt aus ihm aber ein in der alten Richtung verlaufendes Gefäß. Während der erstere (Art. buccalis inferior) zunächst die »Unterkiefermuskulatur« (Heinrich) versorgt und dann unter dem Hinterrande des ventralen Kiefers hinwegzieht, um rückläufig an die Organe des Schlundkopfes, besonders die Radula und deren Bewegungsapparat, zu treten, die er vascularisiert, bleibt das andere Gefäß immer an der Oberfläche und zieht bis an die vordere Grenze des Pharynx. Es teilt sich bald in zwei Äste, von denen der eine die seitlichen, der andere die unteren Partien der Lippen und das umliegende Bindegewebe mit Blut versorgt. (Fig. 18, Tafel XXI: Art. labialis lateralis, bezüglich inferior.)

Nachdem ich eine genauere Darstellung der Buccalarterien gegeben habe, wende ich mich nunmehr wieder der Verlaufsschilderung der Kopfaorta zu. Unmittelbar vor den Arteriae buccales zweigen sich von ihr zwei symmetrisch angeordnete Gefäße ab, nämlich die Arteriae infundibuli superiores, die nach unten laufen, bevor die sich eben teilende Kopfaorta in die knorpelige Hülle, die das ganze Gehirn umgibt, eintritt. Ein oberer Ast jeder der beiden Arteriae infundibuli superiores folgt dem Nervus pallialis bis in die Leberkapsel hinein und begleitet ihn fast bis ans Sternganglion; ein anderer Zweig ver-

sorgt die Innenwand der Leberkapsel, ein dritter die äußere Vorderwand derselben. Die Hauptmasse zieht zwischen Kopfknorpel und Leber nach unten und tritt an die oberhalb des Trichters liegende Muskulatur heran; hier versorgt sie in der Hauptsache die innerhalb der Mantelhöhle liegenden oberen und hinteren Partien des Trichters. Ein Ast greift fast bis zur Ventralseite herum, wo er die Muskulatur, welche den Vorderabschnitt des Enddarms umhüllt, mit Gefäßen versieht; hier kommt er bis in den Vascularisationsbezirk der Analarterie. Bemerkenswert ist, daß die eben behandelten Gefäße außer den eigentlichen, später zu besprechenden Trichterarterien die einzigen arteriellen, von der Kopfaorta entspringenden Gefäßen sind, die ventrale Partien des Körpers versorgen.

Unmittelbar nach Abgabe der Arteriae infundibuli superiores zerfällt die Aorta in ihre beiden Hauptstämme, die Arteriae pedales, die zunächst ein kurzes Stück neben der Vena perioesophagealis laufen, dann aber bald das Visceralganglion in schräger Richtung nach vorn-unten durchbohren, um dann in die untere Wand des Kopfknorpels einzudringen, innerhalb welcher sie nach vorn streben. Außer den Ästen, die diese Arteriae pedales an die Visceralnerven, die Statocysten, an die Trichternerven und schließlich an den Trichter selbst abgeben, besteht ihre Hauptfunktion darin, die Arme zu versorgen. Bevor wir jedoch an die Vascularisation aller dieser Organe herantreten, möchten wir erst zweier Gefäße Erwähnung tun, die oben, bevor die Pedalarterien ihre Passage durch das Gehirn beginnen, sich von ihnen abzweigen, die Arteriae ophthalmicae.

Gleich nach ihrem Ursprung durchbohrt jede dieser beiden Augenarterien die der Vena perioesophagealis zugekehrte Hinterwand des Kopfknorpels, darauf den Scleroticalknorpel in schräger Richtung nach vorn-außen. Hat sie auf diese Weise das Cavum der Orbitalhöhle erreicht, legt sie sich innen der Scleroticalknorpelwand an. Sie ändert demnach bald ihre Verlaufsrichtung, indem sie im Innern des Auges mehr nach oben zu zieht. Hier gibt sie einem Gefäße die Entstehung, das rückläufig die Scleroticalkapsel nach innen zu durchbohrt, dann nach unten zwischen Knorpel und Cerebralganglion verläuft, um schließlich um mehr als 90 Grad umzubiegen. An dieser Stelle entspringen von diesem Gefäße zwei ziemlich kleine Zweige, die auf dem Cerebralganglion innerhalb der Hirnhöhle verstreichen. Während der eine nach hinten umbiegt und schräg nach unten dem Visceralganglion zustrebt, wo er sich bis in die Nähe der Ursprungsstelle des Pallialnerven nachweisen läßt, gehört der andere ausschließlich dem Cerebral-

ganglion an (Art. Art. ggl. visc. bezüglich ggl. cerebr.). Nach Abgabe dieser kleinen Gefäße strebt der Hauptast dem Nervus opticus zu; an dessen Austrittsstelle aus dem Cerebralganglion biegt er abermals um und zieht an der Seite dieses Nerven aus der Hirnhöhle durch das Foramen nervi optici nach außen. Dieses Gefäß nenne ich Arteria ggl. optici, obwohl ich zuerst geneigt war, es »Arteria centralis«, in Analogie zu einem bei Wirbeltieren beobachteten Verhalten, zu nennen. Präpariert man nämlich einen arteriell injizierten Octopoden von der Seite her auf, und schneidet man das ganze Ganglion opticum aus, so kann man auf den Präparaten sehen, daß in der Mitte des Sehnerven diese Arterie angeschnitten ist. Dünnschnitte belehrten mich aber eines Besseren. Das nämlich, was man gemeinhin als Nervus opticus bezeichnet, repräsentiert nur teilweise ein System von Nervenbündeln, denen die Arteria ggl. optici anliegt; ein Querschnitt durch den Augennerven zeigt, daß derselbe nicht rund, sondern halbkreisförmig ist. Die übrige Hälfte des Nerven besteht aus mesenchymatischem Gewebe. Ein Blick auf die beigegebene Abbildung einer Mikrophotographie eines Schnittes durch den injizierten Augennerven einer *Eledone* läßt erkennen, wie sehr das für Cephalopoden zutreffende Verhalten an das analoge der Wirbeltiere erinnert (s. Fig. 14, *a* u. *b*, Tafel XX). Nur bei histologischer Untersuchung ist es jedoch möglich, einen Unterschied zwischen den beiden Zuständen festzustellen. Wie ein derartiges Verhalten entsteht, müßte auf entwicklungsgeschichtlichem Wege erbracht werden. — Gegen das Ganglion opticum zu spaltet sich diese Art. ggl. opt. in zwei Zweige, die gemeinsam ins Ganglion eintreten, wo sie sich reichlich verästeln und mit ihren Ausläufern bis zur Pigmentschicht der Retina vordringen; hier scheinen sie ein feines Adernetz zu bilden. —

Über die Augengefäße der Cephalopoden handeln schon eingehende Untersuchungen; es ist darum verwunderlich, daß das eigenartige Verhalten, das soeben geschildert wurde, meines Wissens noch nicht bekannt war. — Über den Verlauf der eigentlichen, nunmehr zu besprechenden Arteria ophthalmica sind aber sehr genaue Angaben in der Literatur vorhanden. Der erste, der wertvolle Andeutungen über dieses Gefäß machte, war Blainville (Lit.-Verz. Nr. 4). Später wurden dessen Resultate durch Krohn verbessert (Lit.-Verz. Nr. 35), und Schöbls Darstellung der Blutgefäße des Auges der Cephalopoden (Lit.-Verz. Nr. 49) ist diejenige Arbeit, die die genauesten Angaben über diesen Teil des Circulationssystems enthält; so gut wie die Augengefäße sind überhaupt keine andern Teile des Blutgefäßsystems be-

schrieben worden. Durch diese Arbeit wurde auch, was von HENSEN (Lit.-Verz. Nr. 24) kurz zuvor erst energisch bekämpft worden war, der Nachweis erbracht, daß das Cephalopodenauge bedeutend mehr Analogien zum Wirbeltierauge aufzuweisen hat, als man bisher anzunehmen gewagt hatte. Wenn auch die Darstellung SCHÖBLS sich nur auf das Auge von *Sepia* bezieht, so ist es mir doch gelungen, seine Angaben auch für die Octopoden größtenteils bestätigt zu finden, obwohl es mir nie geglückt ist, ähnlich gute Injektionen, wie sie SCHÖBL seinen Untersuchungen zugrunde legte, zu erzielen.

Nach diesen einleitenden Bemerkungen möchte ich eine Darstellung der Arteriae ophthalmicae geben, denn trotz der ausgezeichneten Arbeiten, die über dieses Gefäß existieren, empfiehlt es sich, doch noch hier und da ausfeilende Bemerkungen in die Darstellung der älteren Autoren einzufügen, zumal es sich hier um Octopoden handelt.

Der Hauptzweig der Arteria ophthalmica zieht, nach Abgabe der Art. ggl. opt., weiter an der Innenseite der Scleroticalkapsel entlang nach vorn-außen, bis er in jene Zone kommt, wo die Sclera aufhört, knorpelig zu sein. Hier teilt sie sich kurz hintereinander in drei Zweige; der erste, die Arteria ophthalmica superior, biegt gleich nach seinem Ursprunge noch mehr nach oben aus und durchbohrt die muskulösen, der Sclera zuzurechnenden Hüllhäute des Bulbus, mittels eines Foramens, das auch den Nervi ophthalmici superiores zum Durchtritt dient. Kleine Zweige, die die Augenhäute vascularisieren, verlassen dieses Gefäß während der Passage durch die Sclera. Außen angelangt, gibt es zwei — nach vorn und hinten je eine — der Rundung des Bulbus außen folgende, einander entgegenlaufende Arterien ab, die sich aber nicht zu einem Ring schließen. Beide folgen dem Rand der knorpeligen Sclerotica; es dürfte sich hierbei um ein Gefäß handeln, das in bezug auf seinen Verlauf der Vena circumorbitalis entspricht, und demgemäß nenne ich es Arteria circumorbitalis (Ramus anterior bzw. posterior). Nach Abgabe dieses Gefäßes zieht die Arteria ophth. sup. nach außen, indem sie sich dem Bulbus anlegt und häufig kleine Zweige in dessen Muskulatur schickt. In der Nähe der Lidfalte sehen wir wieder nach vorn und hinten zwei, beinahe einen geschlossenen Ring bildende Gefäße, entsprechend den beiden Zweigen der Circumorbitalarterie, aus der Art. ophth. sup. entstehen, die Arteriae palpebrales (Ramus ant. bzw. post.).

Das weitaus größte Interesse beanspruchen aber die zwei anderen Zweige der Arteria ophthalmica, die aus ihr, wie schon erwähnt, unmittelbar nach dem Austritt der Art. ophth. sup. entspringen. Hier

haben wir zunächst eine Arteria ciliaris, der Schöbl für *Sepia* die größte Aufmerksamkeit schenkte, und dessen Resultate ich für Sepia selbst bestätigt fand. Krohn hat dieses Gefäß teilweise richtig auch für die Octopoden beschrieben; ich erspare mir deshalb hier alle weiteren Einzelheiten. Ich erwähne nur, daß diese Ciliararterie zunächst zwischen Argentea interna und Argentea externa nach außen zu zieht, sehr bald nach hinten die Arteria ciliaris brevis (Schöbl) entsendet und dann, ohne weitere Gefäße abzugeben, bis zum Ciliarkörper vordringt, wo sie in einen geschlossenen Ring (Circulus arteriosus ciliaris, Schöbl) ausläuft, dessen Zweige sowohl der Iris als auch der Ciliarmuskulatur und der dem Augeninneren zugekehrten Seite des Lides zustreben. Andere rückläufige Äste dieser Art. ciliaris longa (Schöbl) stehen mit solchen der vorerwähnten Art. ciliaris brevis »in reich ramifizierter, mäandrisch gewundener, wundernetzartiger Anastomose«. Dieses Wundernetz ist ein Analogon zu dem bei Wirbeltieren in der Membrana Ruyschiana ausgebildeten; auch die Augenvenen der Cephalopoden weisen einen wundernetzartigen, der Vasa vorticosa der Wirbeltiere analogen Verlauf innerhalb der Chorioidea auf. Inwieweit die Ausbildung dieser Wundernetze mit der Bildung und Wanderung des Retinapigments in Zusammenhang steht, hat Hess (Lit.-Verz. Nr. 26) in seiner Arbeit über die Physiologie des Cephalopodenauges leider nicht erörtert. Krohn hat aber schon 1842 auf die Möglichkeit eines derartigen Zusammenhangs hingewiesen.

Der nunmehr noch übrig bleibende dritte Ast der Augenarterie, die Arteria ophthalmica inferior, steht in naher Beziehung zum Corpus luteum, das sie gleich nach dem Verlassen der inneren Wand der Orbita knieförmig durchsetzt, dann an seiner nach außen gerichteten Fläche innerhalb des Sinus ophthalmicus entlang läuft. Neben einer größeren Anzahl von Ästchen, die diese Art. ophth. infer. in das Corpus luteum entsendet, wo sie sich baumförmig aufteilen, glaube ich auch Zweige beobachtet zu haben, die, von innen die der Retina zugekehrte Wand des Sinus ophthalmicus durchbohrend, an die Pigmentlage der Retina treten, wo sie wahrscheinlich auch in nahe Beziehung zu dem auf der Chorioidea ausgebildeten Wundernetze treten.

Faussek, der eine genaue Beschreibung der physiologischen Bedeutung und der Entwicklungsgeschichte des sogenannten »Weißen Körpers« gegeben hat, erwähnt von der Vascularisation dieses Organs so gut wie nichts. Zwar kann man auf seinen Schnittzeichnungen das Vorhandensein größerer Bluträume konstatieren, die Teilen des Sinus ophthalmicus entsprechen dürften. Bedauerlich ist, daß Faussek

aber keine näheren Angaben darüber macht, wie wohl die Blutkörperchen für deren Bildungsstätte er den einen »Lymphknoten« darstellenden »Weißen Körper« erklärt, in den Blutstrom gelangen. Die Möglichkeit einer Migration hält er für gegeben, da die »haufenweise in den Maschen des Fasernetzes, das das Gerüst des Weißen Körpers bildet, gesammelten Zellen, aus denen die Knötchen bestehen, fast ganz frei, ohne durch etwas verbunden zu sein, etwa wie ein lockerer Komplex von freien Zellen liegen«. (Lit.-Verz. Nr. 13.)

Wir haben uns also vorzustellen, daß Blutflüssigkeit die Maschen des »Weißen Körpers« durchströmt und hier neue Blutkörperchen aufnimmt. Die Circulation im »Weißen Körper« geschieht folglich so: Zweige der Art. ophth. inf. treten nach Durchbohren der Sclerotica in den hinteren Teil des Bulbus (Sinus ophthalmicus) ein und streben dem »Weißen Körper« zu, in dem sie sich auflösen. Die Arteriencapillaren kommunizieren mit den offenen Maschen des Fasernetzes und lassen so ihr Blut austreten. Dieses verteilt sich durch das ganze Organ und sammelt sich schließlich in dem den »Weißen Körper« und das Ganglion opticum enthaltenden Sinus ophthalmicus. Wir haben hier also ein ähnliches Verhalten, wie es Joubin für die Speicheldrüsen der Octopoden beschrieb, nur mit dem Unterschied, daß beim Passieren des »Weißen Körpers« von der Hämolymphe, in der dieses Organ gleichsam gebadet liegt, Blutzellenelemente aufgenommen werden. Man muß also für den »Weißen Körper« ein in seinem Innern ausgebildetes Lacunensystem annehmen, ähnlich dem in den Speicheldrüsen vorhandenen; nur scheinen beim »Weißen Körper« diese Lacunen mikroskopisch klein zu sein. —

Nachdem wir nunmehr die Augenarterien besprochen haben, bleibt uns nur noch eine Darstellung des vordersten Abschnittes der Kopfaorta übrig. Wie schon erwähnt, durchbohren die Arteriae pedales zwischen Visceral- und Pedalganglion das Gehirn und ziehen nach vorn zu innerhalb der Kopfknorpelkapsel fast genau median. Oberhalb der Mitte der Statocyste jeder Seite entsendet jede Fußarterie ein sich bald teilendes Gefäß, das in den Dienst der Vascularisation der Statocyste und des Visceralnerven tritt. Während der letztere Ast über der Statocyste rückläufig nach hinten zu zieht, um den Visceralnerven fast bis zum Enddarm zu begleiten, tritt der andere unmittelbar hinter dem statischen Nerven in die Statocyste ein. (Fig. 17, Tafel XXI.) Hamlyn-Harris erwähnt (Lit.-Verz. Nr. 21), daß die Statocyste, die nach Boll in der perilymphatischen Flüssigkeit innerhalb der Ohrknorpelkapsel »flottieren« soll, durch stark entwickelte, Blutgefäße

führende Bindegewebsstränge am Knorpel befestigt ist; wenn diese Stränge auch nicht gerade »stark« entwickelt sind, so ist doch die Beobachtung richtig, daß die Blutgefäße radiär von allen Seiten an die häutige Ohrblase herantreten. Deshalb kann anderseits von »Flottieren« keine Rede sein.

Bei eingehender Untersuchung kann man denn auch konstatieren, daß sich die Arteria statica in zwei Äste teilt, sobald sie das Innere der statischen Kapsel erreicht, von denen der eine nach vorn, der andre nach hinten zieht. Jeder gibt radiär nach dem Centrum der statischen Blase zu viele kleine Gefäße ab. Eines derselben zeichnet sich durch eine etwas größere Entwicklung aus; dieses tritt von hinten-außen an die Statocyste heran. Es wird von einer Vene begleitet; möglicherweise stehen beide mit dem Ductus Köllikeri in Verbindung. Außer diesen beiden Ästen, welche ringförmig die häutige Ohrblase umkreisen, entspringt kurz nach dem Eintritt der Ohrarterie[1] in die Statocyste noch ein anderes Gefäß, das den oberen Partien der Cyste angehört. Da ich es bis an die Stelle, wo sich der Nervus cristae staticae und Nervus maculae staticae kreuzen, verfolgen konnte, so scheint es mir, daß es das Sinnesepithel der Statocyste versorgt. Allen diesen Zweigen der Ohrarterie[1] entsprechen solche der Ohrvene[1], die dasselbe Foramen im Kopfknorpel wie die Ohrnerven[1] und die Ohrarterie[1] zum Durchtritt aus der Statocyste benutzt. An der Seite der Brachialarterie zieht die Ohrvene nach vorn, nimmt je einen Zweig von den hinteren Trichternerven und den Ohrnerven auf und mündet unmittelbar da in den Sinus buccalis, wo er im Begriffe ist, sich zur Vena perioesophagealis zu verjüngen.

### Die Arteriae pedales.

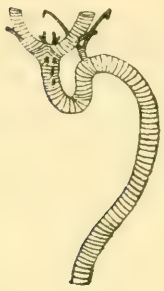
Nach Abgabe der Arterie für die Statocyste tritt die Arteria pedalis vor der Statocyste aus dem Kopfknorpel aus. Über den weiteren Verlauf derselben ist schon häufig berichtet worden; die Angaben in der Literatur widersprechen sich aber oft. Es scheint deswegen nicht verfehlt zu sein, einen kurzen historischen Überblick über diese Angaben zu tun. Cuvier gibt für *Octopus* an, daß die Kopfaorta hinten am Kopfknorpel angelangt, einen arteriellen Ring um den Oesophagus bildet. Auch delle Chiaje nimmt für *Octopus* ein arterielles Ringgefäß an, das zwar nicht den Oesophagus, aber weiter vorn den ganzen Schlundkopf umziehen soll (vgl. hierzu die Abbildung in Lit.-Verz. No. 8.)

[1] Die nicht ganz zutreffenden Bezeichnungen, wie »Ohr«-blase, »Ohr«-arterie, »Ohr«-nerv usw. wurden nur wegen ihrer Kürze beibehalten.

Ein derartiges Verhalten ist aber nie zu konstatieren; ein Ringgefäß um den Schlundkopf besteht weder bei Octopoden noch bei Decapoden. Dahingegen beruht die Beobachtung Cuviers zum Teil auf Richtigkeit. Delle Chiajes Versehen ist aber zu entschuldigen, weil sich die Armarterien nur sehr schwer aus der harten Muskulatur herauspräparieren lassen, und weil die Wurzel der vierten Armarterie links sehr nahe an die der vierten rechts verlegt ist. Bemerkenswert ist aber, daß Anomalien im Verlauf der Armarterien gerade gar nicht selten sind, und daß ich selbst Verhältnisse, wie sie Cuvier und delle Chiaje beschreiben, durchaus nicht für unmöglich halte; es dürfte sich also bei den von Cuvier und delle Chiaje geschilderten Zuständen um individuelle Abweichungen vom normalen Verhalten handeln. — Ein völlig normales Verhalten konnte ich nur bei der Hälfte der von mir untersuchten Exemplare finden; in den übrigen Fällen traten mehr oder weniger deutliche Abweichungen auf, deren ich jetzt, soweit sie von Interesse sind, Erwähnung tun werde. Ein Fall, der besonders hervorgehoben zu werden verdient, ist der folgende: Während ihres Verlaufes im Sinus mesentericus schon zeigte die Aorta cephalica des zu beschreibenden Exemplars (*Eledone moschata*) eine abnorm starke Tendenz nach rechts auszubiegen, und zwar in dem Maße, daß man sie bequem von der Ventralseite aus sehen konnte. Daß es sich hier nicht um eine durch Quellen der Injektionsmasse hervorgerufene Erscheinung handelt, erhellt schon daraus, daß die Aorta rechts an der Vorderwand des Sinus diesen selbständig durchbohrte und ebenfalls mittels eines eigenen Foramens die muskulöse Leberkapsel durchsetzte, um außerhalb derselben nach vorn zu verlaufen. Ganz besonders interessant wird dieser Fall noch dadurch, daß die Aorta, nach oben ausbiegend, um das Schlundrohr zu erreichen, unterhalb des Kopfknorpels einem mächtigen Gefäße die Entstehung gab, das sich als die Trichterarterie entpuppte. Denn auf der Höhe der hinteren Trichternerven spaltete sich das eben erwähnte Gefäß in zwei den beiden Epipodiallappen der Trichteranlagen entsprechende Teilarterien, die rechtwinklig nach unten umbiegend sich in die Trichtermuskulatur versenkten. Die Arteriae infundibuli traten also hier als ein gemeinsamer Stamm der Aorta anterior, und nicht wie normal, als zwei selbständige Zweige der Pedalarterien auf. Das hier beschriebene Verhalten ist besonders deshalb interessant, weil sich abgesehen von anderen Gründen dadurch, daß die Trichterarterien Äste der Armarterien sind, der ontogenetische Beweis der morphologischen Zugehörigkeit des Trichters zum Fuße topographisch bestätigen läßt.

Die sonst eben vor den Statocysten austretenden Trichterarterien fehlten in diesem Falle natürlich. (Textfig. 8.)

Um nun aber darauf zurückzukommen, wie sich der weitere Verlauf der Fußarterie gestaltet, so sei zunächst darauf hingewiesen, daß es sehr schwer zu sagen ist, welches Verhalten hinsichtlich der Verlaufsstrecke der Fußarterie, die innerhalb des Kopfknorpels liegt, als normal zu bezeichnen ist. Es treten nämlich hier zwei ungefähr gleich häufig vorkommende Fälle in die Erscheinung. Entweder läuft jede Pedalarterie direkt nach vorn zu den Armen, oder es findet innerhalb des Kopfknorpels, meist gerade über den Statocysten, eine Kommunikation der beiden Pedalarterien statt. Bei *Eledone* dürfte das letztere Verhalten das häufigere sein, bei *Octopus macropus* scheint aber eher das erstere zuzutreffen; für *Octopus vulgaris* endlich konnte ich es nicht mit Bestimmtheit festlegen. — Beim Vorhandensein einer derartigen Kommunikation wird man an das von Cuvier berichtete Verhalten erinnert, daß ein Ringgefäß den Oesophagus umgreifen soll. Um ein eigentliches Ringgefäß kann es sich im vorliegenden Falle nicht handeln, weil die vordere Kommunikation viel zu weit nach vorn gerückt ist; hat also Cuvier die vordere Kommunikation gesehen, so war die Bezeichnung »anneau« (Gefäßring) deplaziert. Wahrscheinlicher ist aber, daß er die vordere Kommunikation, deren Nachweis nur sehr schwer ist, weil sie tief im Knorpel eingebettet liegt, übersehen hat und fälschlicherweise weiter hinten einen Gefäßring annahm; bevor nämlich die beiden Teilstämme der Kopfaorta unterhalb des Oesophagus in den Knorpelring eintreten, legen sie sich nahe aneinander, so daß auch ich auf den ersten Blick hin irre geleitet wurde und das Vorhandensein eines derartigen Ringgefäßes annahm. Hier dürfte aber die Bemerkung von Interesse sein, daß bei den Decapoden ein arterieller Ring um den Oesophagus zu Recht besteht.



Textfig. 14.

Zeichnung einer Anomalie der Kopfaorta. — Austritt einer Arteria infundibuli communis aus der Aorta cephalica.

Kurz nachdem nun die beiden Armarterien, sei es nach stattgehabter Kommunikation, sei es ohne dieselbe, den Kopfknorpel verlassen haben, zieht jede auf ihrer Seite nach vorn, immer der Unterwand des Knorpels fest anliegend. Vorn am Ende der Statocysten, in der Nähe der Venae ophthalmicae, entspringt aus jeder Armarterie ein Gefäß, das die Vascularisation der Trichternerven besorgt;

es zieht zwischen dem hinteren und vorderen Trichternerven nach unten, während die Arteriae pedales nahe aneinander zwischen den Wurzeln der Nervenpaare nach vorn verlaufen. In ihrem weiteren Verlauf sind die Pedalarterien durch den Mangel von abzweigenden Gefäßen charakterisiert. Erst ungefähr unterhalb der Mitte des Brachialganglions entspringt von jeder ein ansehnlicher Stamm, der genau nach unten zu strebt. Das ist die Trichterarterie jeder Seite, die Arteria infundibuli propria sin. bezüglich dext. Ihre Zweige gehören ausschließlich den muskulösen Partien und der Innen- und Außenhaut des Trichters an; an seiner äußeren seitlichen Wand angelangt, spaltet sich jede Trichterarterie in drei Äste. Einer versorgt das vordere, freie Ende und die der Kopfknorpelkapsel zugekehrte Seite des Trichters (Ramus anterior); der zweite Ast biegt nach hinten um und folgt, mehrmals kleine, subcutan verlaufende Zweige an die Oberfläche entsendend, ihm bis in die Mantelhöhle hinein (Ramus posterior). Der dritte Ast endlich vascularisiert die ventralen Partien dieses Organs und dringt bis in seine tiefsten Muskellagen ein; gleichzeitig versorgt er die drüsige Innenwand desselben (Ramus inferior).

Statt des normalen Verhaltens, wo aus den Armarterien symmetrisch angeordnete Trichterarterien entspringen, kann es sich auch ergeben, daß aus der vorhin erwähnten Kommunikation der Pedalarterien eine gemeinsame Trichterarterie austritt (Arteria infundibuli communis). Diese durchbohrt in der Richtung nach vorn-unten den Kopfknorpel und biegt erst unterhalb der Mitte des Brachialganglions nach unten um. Sie teilt sich in dem Bindegewebe, das sich zwischen Trichter und den Wurzeln der beiden unteren Arme ausbreitet, in sechs Zweige, die sich in nichts von den je drei Ästen der selbständigen Trichterarterien unterscheiden. Eine Arteria infundibuli communis kam auch dem Exemplar zu, bei dem diese abnormerweise aus der Aorta cephalica entsprang. — Zuweilen treten die Trichterarterien auch schon vor der Kommunikation der Pedalarterien aus; sie ähneln dann in ihrem Verlaufe der Arteria infundibuli communis.

Nach Abgabe der Trichterarterie heißt jede Arteria pedalis zweckmäßiger Arteria brachialis communis, denn von da ab dient sie fast ausschließlich dazu, Blut den Armen zuzuführen. — Zunächst ist zu erwähnen, daß beide Armarterien nicht gleich stark entwickelt zu sein brauchen. In einem solchen Falle konnte ich konstatieren, daß der vierte linke Arm von einem fünften Zweige der rechten Arteria brachialis communis versorgt wurde. Bei einem derartigen Verhalten hat es zunächst den Anschein, als ob die Annahme eines

Ringgefäßes um den Schlundkopf, wie es DELLE CHIAJE abbildete, gerechtfertigt wäre. —

Die Arteria brachialis communis verläßt, nachdem sich von ihr die Trichterarterie abgezweigt hat, ihre alte Richtung, indem sie sich etwas mehr nach oben zu wendet und so schräg über das Brachialganglion zu liegen kommt. An der Stelle nun, wo sich das Ganglion fingerförmig in die vier Armnerven zerlegt, schließt sich die gemeinsame Armarterie der Unterseite des dritten Armnerven an, an der sie fast bis zum Vorderende des Schlundkopfes verbleibt (Fig. 17, Taf. XXI). Gerade da, wo sie im Begriff ist, einen derartigen Weg einzuschlagen, entsendet sie zwischen den Ursprungsstellen des dritten und vierten Armnerven einen rückläufigen Ast, der seine Zweige dem Brachialganglion, an dessen Innenseite er verstreicht, und dem mesenchymatischen Gewebe, das sich zwischen dem Gehirn und den hinteren Partien des Schlundkopfes ausbreitet, zukommen läßt. — Häufig, aber nicht konstant, ist ferner das asymmetrische, oder sogar paarige Auftreten einer etwas vor und oberhalb der Trichterarterie entspringenden Arteria ophthalmica accessoria (s. anterior), im Gegensatz zur Arteria ophthalmica propria (s. posterior). Dieses Gefäß, das in den weitaus meisten Fällen von mir überhaupt nicht beobachtet wurde (zweimal bei *Eledone*, einmal bei *Octopus macropus*), durchbohrt die Kopfknorpelkapsel zwischen Pedal- und Brachialganglion in schräger Richtung und tritt dann ebenfalls schräg durch den Scleroticalkapselknorpel, dem es sich innen anlegt, um in geschlängeltem Verlauf Zweige an die ventralen Partien der inneren Bulbushäute abzugeben. Kleinere Äste wenden sich der Retina zu, um sich ebenso wie die der Arteria ciliaris brevis auf der Chorioidea in ein feines Maschenwerk aufzulösen, das dem von KROHN und SCHÖBL entdeckten Wundernetze entspricht, (und wie schon erwähnt, der Membrana Ruyschiana der Wirbeltiere zu analogisieren ist). Die Arterien dieses Wundernetzes stehen in Anastomose mit den Arteriae recurrentes, welche Zweige des vorhin schon beschriebenen, arteriellen Ciliarringes repräsentieren. Existiert diese accessorische Augenarterie nicht, so wird die Vascularisation der Augen lediglich durch die schon vorher besprochenen Arteriae ophthalmicae (propriae) besorgt.

Die Armarterie zieht, wie schon gesagt, der Rundung des Schlundkopfes folgend, immer an der unteren Seite des dritten Armnerven nach vorn zu. Etwa am Äquator des Pharynx angelangt, kommt aus ihr noch ein kleines, zuweilen fehlendes Gefäß, das ebenfalls rückläufig zieht, dann aber nach oben ausbiegt, um die dem Schlundkopf

anliegenden Muskelpartien der Arme zu versorgen. Es repräsentiert also eine Armarterie, die die hinteren, verwachsenen Teile der Arme vascularisiert; denn, wie bekannt sein dürfte, versorgen die sogleich zu besprechenden, eigentlichen Armarterien nur die freien Enden der Arme und, soweit vorhanden, den Armschirm. Dieses Gefäß ist das letzte, das die gemeinsame Armarterie entsendet, bevor sie in die Teilarterien zerfällt, die den einzelnen Armen zustreben, um dort die Vascularisation zu besorgen.

Ist die Arteria brachialis communis neben dem dritten Armnerven in die Nähe des vorderen Randes des Schlundkopfes gekommen, und haben beide den vorderen Rand des circumpharyngealen Bechersinus passiert, so entspringt von der gemeinsamen Armarterie zunächst die Arteria brachialis IV., die nach unten zu umbiegt, um den vierten Armnerven zu erreichen, auf dessen Außenseite sie verläuft. Während nun die gemeinsame Armarterie nach oben ausbiegt, kreuzt sie den dritten Armnerven proximal, gibt zu gleicher Zeit die Arteria brachialis III. ab, die dem dritten Armnerven ventral anliegt, um sich ein Stück weiter vorn seiner Außenseite anzuschmiegen. Die Richtung des gemeinsamen Stammes ist von da ab genau dorsalwärts; unmittelbar am zweiten Armnerven angelangt, teilt er sich in zwei Zweige auf. Der untere dieser beiden, die Arteria brachialis II., verläuft, indem er die Richtung nach vorn zu einschlägt, auf dem zweiten Armnerven, während der obere, die Arteria brachialis I., wieder proximal den zweiten Armnerven kreuzt, um dann dem ersten Armnerven schräg zuzustreben, an dessen Außenseite er entlang läuft. — Alle acht Armarterien folgen den acht Armnerven bis in die Spitze der Arme, ohne stärkere Äste abzugeben; die kleinen Zweige, die aus ihnen entspringen, versorgen die Armnerven, die Armmuskulatur und die Saugnäpfe. Besonders die Arterien der letzteren zeichnen sich durch ihre paarig-segmentale Anordnung aus. Ebenso wie bei den Venen der Saugnäpfe, kann man auch bei ihren Arterien beobachten, daß bei *Eledone*, entsprechend der einreihigen Anordnung, jeder ein Arterienpaar empfängt, während bei den echten Octopoden, wo die Saugnäpfe in zwei Reihen stehen, jedem nur ein arterielles Gefäß zukommt.

## Schlußbetrachtung.

Nachdem wir nunmehr eine genaue Topographie des Blutgefäßsystems der Octopoden in allen seinen Teilen gegeben haben und da, wo es für angebracht erschien, Betrachtungen vergleichend-anatomischer

Natur eingestreut haben, scheint es nicht verfehlt, noch einen kurzen Rückblick auf das behandelte Gebiet zu werfen.

Es wurde gezeigt, daß das Circulationssystem der Cephalopoden schon frühzeitig das Interesse der Forscher erregt hat, daß sich aber gewisse Irrtümer, die sich die älteren Autoren zuschulden kommen ließen, bis in die neueste Zeit erhalten hatten. Dadurch, daß häufig infolge einer nicht auf morphologischer Basis beruhenden Nomenklatur einander nicht entsprechende Gefäße mit gleichen Namen belegt wurden, anderseits homologe Gefäße verschieden bezeichnet wurden, war die Verwirrung, die hierdurch entstanden war, nachgerade bedenklich geworden. Zieht man zudem in Betracht, daß die älteren Autoren auch da stets Analogien mit den Wirbeltieren herauszukonstruieren suchten, wo jeder zwingende Grund dazu fehlte, und daß man sich bis über die Mitte des vorigen Jahrhunderts hinaus noch nicht darüber klar geworden war, ob das Blutgefäßsystem der Mollusken offen oder geschlossen genannt zu werden verdient, so ist es unschwer einzusehen, wie nötig eine Neubearbeitung dieser Verhältnisse am Platze war. In manchen Arbeiten verdrängte die Spekulation sogar die empirischen Ergebnisse, und in dem Drange, die von verschiedenen, meist zuverlässigen Forschern gewonnenen Resultate zu vergleichen, um sie für die Phylogenie zu verwerten, hat sich manche Unstimmigkeit eingeschlichen, die sich bis auf heute erhalten hat. Bemerkenswert ist aber, daß gerade die ältesten Bearbeiter des Blutgefäßsystems der Cephalopoden, Cuvier und delle Chiaje, teilweise bessere Darstellungen gegeben haben als ihre Nachfolger; nur Milne-Edwards sei mit diesem Urteil nicht getroffen.

Zur Erhärtung der Behauptung, daß häufig Spekulation an Stelle der Empirie getreten sei, möchte ich nur auf *Spirula* hinweisen. Lediglich auf Grund der Augenausbildung hin wurde diese Form den Oegopsiden zugerechnet. Es ist das Verdienst Chuns, durch eingehende Untersuchungen nachgewiesen zu haben, daß die innere Organisation von *Spirula* — und zwar speziell auch die Gestaltung des Herzens und der Abgang der großen Gefäße — an die Sepioliden erinnert, und daß sie demnach zu den Myopsiden zu rechnen ist. —

Hoffentlich ist es mir, wie zum Schlusse hervorgehoben sei, gelungen, eine Klärung in die sich oft widersprechenden Angaben in der Literatur gebracht und durch manche bisher noch nicht erwähnte Einzelheiten die Morphologie der Cephalopoden bereichert zu haben.

Vorliegende Arbeit stellt aber nur einen Teil des mir gesteckten Zieles dar; wie schon eingangs erwähnt, behalte ich mir vor, binnen

kurzem auch eine topographische Darstellung des Blutgefäßsystems der Decapoden zu geben. — Die Entwicklungsgeschichte des Pericardialkomplexes und der centralen Blutgefäße der Cephalopoden, deren Bearbeitung NAEF erfolgreich für *Loligo vulgaris* begonnen hat und weiter fortführen will, wird ebenfalls dazu angetan sein, sichtend und klärend auf dem interessanten Gebiete des Blutgefäßsystems der Cephalopoden vorwärtszuschreiten.

Leipzig, den 22. Juni 1912.

## Literaturverzeichnis.


1. APPELLÖF, Teuthologische Beiträge. II. Bergens Museum Aarsberetning for 1890. Bergen 1891.
2. — »Cephalopoden von Ternate«. In: Ergebnisse der KÜCKENTALschen Forschungsreise in den Mollukken und Borneo. Senkenb. Naturforsch. Gesellschaft zu Frankfurt (Main). 1898.
3. — Über das Vorkommen innerer Schalen bei den achtarmigen Cephalopoden. Bergens Museum Aarborg XII. Bergen 1898.
4. BLAINVILLE, Sur l'oeil des céphalopodes. In: Annal. des scienc. natur. T. XLIII. T. XXXIV. 1825 et 1826.
5. BROCK, Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. Erster Beitrag. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII. Leipzig 1879.
6. — Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morph. Jahrb. Bd. VI. 1880.
7. — Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVI. Leipzig 1882. (S. 547 und 598.)
8. DELLE CHIAJE, Memorie su Cefalopodi. In: Memorie sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli. Neapel 1829.
9. CHUN, Spirula australis Lam. Abhandl. d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaften, math.-phys. Klasse. Bd. LXII. Leipzig 1910.
10. COLESANTI, Anatomische und physiologische Untersuchungen über die Arme der Cephalopoden. REICHERT und DU BOIS-REYMONDS Archiv für Anatomie. 1876.
11. CUÉNOT, Études sur le sang et les glandes lymphatiques. Arch. de Zool. exp. T. IX. Paris 1891.
12. CUVIER, Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. a. Mémoire sur le poulpe. S. 3. b. Mémoire sur la seiche. S. 45. Paris 1817.
13. FAUSSEK, Über den sogenannten »Weißen Körper«, sowie über die embryonale Entwicklung desselben, der Cerebralganglien und des Knorpels bei Cephalopoden. Mém. de l'Acad. imp. des sciences de St. Pétersbourg. VII. sér. T. XLI. Nr. 9. Petersburg und Leipzig 1893.
14. FLEMMING, Bemerkung zur Injektionstechnik bei Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. Bonn 1878.

15. Frédéricq, Sur l'organisation et la physiologie du Poulpe. Bullet. de l'Acad. Belge. T. XLVI. 2. sér. 1878.
16. Girod, Sur la poche du noir des céphalopodes des côtes de France. Arch. de Zool. exp. T. X. Paris 1882.
17. Grobben, Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arb. aus dem Zool. Institut der Univ. Wien. T. VII. 2. 1884.
18. — Zur Kenntnis der Morphologie und der Verwandtschaftsverhältnisse der Cephalopoden. Arb. aus dem Zool. Inst. Wien und Triest. Bd. VII. Hft. 1. 1886.
19. — Die Pericardialdrüsen der Lamellibranchiaten. Arb. aus dem Zool. Inst. Wien und Triest. Tom. VII. Hft. 3. 1888.
20. Haller, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 1904.
21. Hamlyn-Harris, Die Statocysten der Cephalopoden. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anatomie und Ontogenie. Bd. XVIII. Jena 1903.
22. Harless, Über die Nieren von Sepia oder die sogenannten Venenanhänge. Arch. f. Naturgesch. Bd. I. 1847.
23. Heinrich, Über den Schlundkopf einiger dibranchiaten Cephalopoden. Zeitschr. f. Naturgesch. Bd. LXXVII. Halle 1904.
24. Hensen, Über das Auge einiger Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XV. Leipzig 1865.
25. Hescheler, Mollusca. 1. Lieferung von Langs Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen. 2. Aufl. Jena 1900.
26. Hess, Beiträge zur Physiologie und Anatomie des Cephalopodenauges. Pflügers Arch. f. d. gesamt. Physiologie. Bd. CIX. S. 393ff. Bonn 1905.
27. Jatta, I Cefalopodi viventi nel golfo di Napoli. (Sistematica.) Mittheilungen aus der Zoologischen Station in Neapel. 23. Monographie der Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 1896.
28. v. Ihering, Zur Morphologie der Niere der sogenannten »Mollusken«. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIX. Leipzig 1877.
29. Joubin, Structure et développement de la branchie de quelques céphalopodes des côtes de France. Arch. de Zool. Exp. et Gén. 2me sér. T. III. Paris 1885.
30. — Sur les glandes salivaires des céphalopodes. Arch. de Zool. Exp. et Gén. 2me sér. Vol. V. Suppl. Paris 1887.
31. Keferstein, Die Mollusken. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 1866.
32. Kollmann, Haben die Mollusken einen geschlossenen oder offenen Kreislauf? In: Tagblatt der Münchener Naturforsch.-Versammlung. 50. Jahrgang. 1877.
33. Kowalevsky, Beitrag zur Kenntnis der Excretionsorgane. Biologisches Centralblatt. Bd. IX. S. 67. 1889.
34. Krohn, Über das wasserführende System einiger Cephalopoden. In: Müllers Archiv. 1839.
35. — Nachträgliche Beobachtungen über das Auge der Cephalopoden. In: Nova Acta Acad. Leop.-Carol. Bd. XIX. 2. Abt. S. 359ff. Breslau 1842.

36. Langer, Über das capillare Blutgefäßsystem der Cephalopoden. Sitzungsbericht der Kaiserl. Akad. der Wissenschaften. Bd. V. Hft. 6 bis 10. Wien 1850.
37. Marceau, Recherches sur la structure du cœur chez les Mollusques. Arch. Anat. Micr. T. VII. 1905.
38. Marchand, Beitrag zur vergleichenden Anatomie des männlichen Geschlechtsapparates der Cephalopoden. Zool. Anzeiger. Bd. XXIX. Nr. 25/26. Leipzig 1906.
39. — Studien über Cephalopoden. I. Der männliche Leitungsapparat der Dibranchiaten. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. LXXXVI. Hft. 3. Leipzig 1907.
40. Mayer-Lee, Grundzüge der mikroskopischen Technik. §§ 482, 484, 479. IV. Auflage. Berlin 1910.
41. W. Th. Meyer, Die Anatomie von Opisthoteuthis depressa. (Ijima und Ikeda.) Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. LXXXV. Hft. 2. Leipzig 1906.
42. Milne-Edwards, Observations et expériences sur la circulation chez les Mollusques. Annales des sciences naturelles. III. sér. S. 289. 1845.
43. — Voyage en Sicile. 3me article: De l'Appareil circulatoire du Poulpe. Ibidem. S. 341—353.
44. — Circulation du sang chez les Mollusques céphalopodes. In: Leçons sur la physiologie et l'anatomie de l'homme et des animaux. T. III. S. 161 ff. Paris 1858.
45. Müller, Bau der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IV. Leipzig 1853.
46. Naef, Die Organogenese des Cölomsystems und der centralen Blutgefäße von Loligo. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XLV. N. F. Bd. XXXVIII. 1909.
47. — Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie des Blutgefäßsystems der Cephalopoden. Zool. Anz. Bd. XXXVI. S. 316 ff. Leipzig 1910.
48. Schaefer, Über die Atmungsorgane der tetra- und dibranchiaten Cephalopoden. Inaugural-Dissertation aus d. Zool. Inst. zu Leipzig. Breslau 1904.
49. Schoebl, Über die Blutgefäße des Auges der Cephalopoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. Bonn 1878.
50. v. Siebold und Stannius, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen. Berlin 1848.
51. Solger, Zur Physiologie der sogenannten Venenanhänge der Cephalopoden. Zool. Anzeiger. Bd. VIII. Leipzig 1881.
52. Vigelius, Über das Excretionssystem der Cephalopoden. Niederl. Arch. f. Zoologie. Bd. V. Haag 1880. (Auch als Sonderdruck.)
53. — Untersuchungen an Thysanoteuthis rhombus Trosch. Ein Beitrag zur Anatomie der Cephalopoden. Mittheilungen der zoolog. Station zu Neapel. Bd. II. 1880.
54. — Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das sogenannte Pancreas der Cephalopoden. Natuurk. Verhandl. der Koningl. Akademie. Holland. Deel XXII. 1881.
55. Williams, The Anatomy of Loligo Pealii Lesueur.-Harvard-Medical-School. Boston Mass. Leiden-Holland. 1909.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XIX.

Fig. 1. Venensystem von *Eledone moschata*, Profilbild (vgl. Textfig. 3, S. 539).

Fig. 2. Venensystem von *Eledone moschata*, Ventralansicht (S. 538).

Bezeichnung der Gefäße für Fig. 1 und 2 geltend: *I.*, *II.*, *III.*, *IV.*, *V.*, Venae brachii; *V.br.s*, Venae brachiales superficiales; *C.v.br*, Circulus venosus brachialis; *V.sc*, Venae supracephalicae; *V.so*, Venae supraorbitales; *V.co*, Venae circumorbitales; *V.i.a*, Venae infundibuli anteriores; *V.s.a*, Venae subcutaneae anteriores; *S.v.b*, Sinus venosus buccalis; *S.E*, suprainfundibulare Erweiterung der Vena cephalica; *D.r*, Ductus (Vena) reuniens; *St.d.V.br*, »Primitivstämme« der Venae brachiales profundae; *V.pö*, Vena periösophagealis (Ductus Edwardsi); *V.p-o*, Venae pharyngo-ophthalmicae; *V.o*, Venae ophthalmicae; *V.i.p*, Vena infundibuli propria; *V.i.l*, Venae infundibuli laterales; *V.c*, Vena cephalica; *V.c.h.i*, Venae capsulae hepaticae inferiores; *V.m. d.i*, Venae musculi depressoris infundibuli; *V.h*, Vena hepatica; *V.a*, Vena analis; *V.m.m.p*, Vena musculi mediani pallialis; *V.ren*, Vena renalis; *V.pancr*, Vena pancreatica; *V.cav*, Venae cavae (sinistra bezüglich dextra); *V.c.i*, Venae cordis inferiores; *V.mes*, Venae mesentericae (»Peritonealtuben« Milne-Edwards); *V.r*, Vena rectalis; *H.K*, hintere Kommunikation der rechten »Peritonealtube« mit dem Sinus mesentericus; *V.s.s*, Vena siphonalis superior; *V.gen*, Vena genitalis; *V.a.c*, Vena aortae cephalicae; *V.c.s*, Vena cordis superior; *A.d.V*, Aussackung der Vena periösophagealis um das Cerebralganglion; *F.a.g.s.p*, Foramen arteriae gland. saliv. post.; *V.c.h.s*, Venae capsulae hepaticae superiores; *S.m*, Sinus mesentericus (a. Vorderabschnitt [Pars salivalis], b. mittlerer Abschnitt [Pars gastrica] und c. hinterer Abschnitt [Pars coecalis]); *F.a.c*, Foramen aortae cephalicae; *F.d.h*, Foramina ductuum hepaticorum; *F.r*, Foramen recti; *C.br*, Cor branchiale; *V.br.-l.*, Vena branchio-lienalis; *R.gon*, Ramus gonoducalis venae pallialis; *R.sup*, Ramus superior venae pallialis; *R.post*, Ramus posterior venae pallialis; *V.pall*, Venae palliales; *R.stell*, Ramus stellatus venae pallialis; *R.lat*, Ramus lateralis venae pallialis; *R.visc*, Ramus visceralis venae pallialis; *Art.br*, Arteria branchialis; *S.v.ophth*, Sinus venosus ophthalmicus; *R.abdom*, Ramus abdominalis venae pallialis;.

Fig. 3. Sinus venosus mesentericus von *Eledone moschata* in situ von der Dorsalseite, nach Entfernung des Mantels und der Leberhäute. (Vergrößerte Photographie eines Präparates.)

Fig. 4. Vergleichende Studie, die Sinus mesenterici der drei häufigsten Octopoden des Golfes von Neapel betreffend.

A. *Eledone moschata*,
B. *Octopus vulgaris*,
C. *Octopus macropus*.

Man vergleiche besonders die Vorderabschnitte der Sinus bei den drei Formen und den Verlauf der »Peritonealtuben«. (In B. wurde die hintere Kommunikation der rechten Tube mit dem Sinus ringförmig abgebildet.) — Gleich ist allen dreien der Verlauf der linken Peritonealtube und die Eintrittsstelle der Aorta cephalica in den mittleren Teil des Sinus mesentericus. *H*, Hinterabschnitt, *M*, Mittelabschnitt, *V*, Vorderabschnitt des Sinus mesent.; *G*, Genitalvene; *H.K*, hintere Kom-

munikation der r. »Perit.-Tube« mit dem Sinus; *r.P*, *l.P*, rechte, bzw. linke »Peritonealtube«; *F.A*, Foramen Aortae; *V.A*, Venenanhänge.

Fig. 5. Venen und Arterien des Mittelmantelmuskels (*Eledone*). Besonderes Interesse verdient die nach hinten ziehende Vena bzw. Arteria siphonalis inferior. (Photographie eines Präparates in natürlicher Größe.)

Fig. 6. Oberflächliche Lebervenen (*Octopus macropus*). Diese treten vom Centrum der Leber her an die äußere Wand derselben, um diese und die membranöse Leberkapsel zu vascularisieren; sie sind Zweige der Vena hepatica. (Vergrößerte Photographie eines Präparates.)

Fig. 7. Schnitt durch den Eingeweidesack in transversaler Richtung von *Tremoctopus hyalinus*, die Asymmetrie der »Peritonealtuben« unschematisiert zeigend. Mikrophotogramm. Zeiss A. 3. Färbung: Hämalaun.

Fig. 8. Vena subcutanea anterior dextra von *Eledone moschata*. Ihre sämtlichen Zweige auf der Mantelhaut. Photographie eines Präparates, das mittels der Methode Spalteholz (Wintergrünöl und Benzylbenzoat) durchsichtig gemacht wurde. — Links unten sind auch Zweige der rechten Vena subcutanea posterior zu sehen.

## Tafel XX.

Fig. 9. Transversalschnitt durch Kiemenherz und Pericardialdrüse von *Octopus vulgaris* mit der ihr Blut zuführenden Lacune. (Injektionsmasse: Berliner Blau. Schnittdicke: 10 $\mu$; gefärbt mit Säurecarmin. Photographiert mit Zeiss D. 2.)

Fig. 10. Haut- und Chromatophorenvenen von *Sepia elegans*. (Injektionsmasse: Berliner Blau; Präparat ungefärbt in Kanadabalsam mit Zeiss A. 2.)

Fig. 11. Arteriensystem von *Eledone moschata*. Ventralansicht (vgl. Textfig. 13 auf Seite 583.) 1., 2., 3., 4., Arteriae brachiales I., II., III., IV.; *A.br.c*, Arteriae brachiales communes; *A.i.p*, Arteriae infundibuli propriae; *K.d.P*, Kommunikation der Pedalarterien; *A.ped*, Arteriae pedales; *A.ophth*, Arteriae ophthalmicae; *A.b*, Arteriae buccales; *A.g.s.p*, Arteriae glandularum salivarium posteriorum; *A.coll*, Arteriae collares; *Ao.c*, Aorta cephalica; *A.lig*, Arteria ligamenti; *A.ingl*, Arteriae ingluviei; *A.hg*, Arteria hepato-gastrica, bestehend aus der Arteria hepatica und den beiden Arteriae gastricae I und II; *A.p.lat*, Arteria pallialis lateralis dextra bzw. sinistra; *A.s.s*, Arteria siphonalis superior; *A.m.d.i*, Arteria musculi depressoris infundibuli, dextra bzw. sinistra (Art. stellata der Decapoden); *R.s.a.p*, Ramus superior arteriae pallialis lateralis; *B.a.c*, Bulbus aortae cephalicae; *r.V.br*, rechte Vena branchialis (Vorhof, Sin. arterios); *l.V.br*, linke Vena branchialis (id.); *Ao.g*, Aorta genitalis; *C.art*, Cor arteriosum; *Ao.p*, Aorta posterior; *A.c.br*, Arteria cordis branchialis; *A.a.Kr*, Arteria aquaeductus Krohni; *A.p.m*, Arteria pallialis media; *A.a*, Arteria analis; *A.m.m.p*, Arteria musculi mediani pallialis anterior; *A.s.i*, Arteria siphonalis inferior; *A.p.m.d*, Arteria pallialis media dextra; *A.p.m.s*, Arteria pallialis media sinistra; *A.r*, Arteria rectalis; *A.r.d*, Arteria (rectalis) duodenalis; *A.pancr*, Arteria pancreatica (et bursae atrimenti).

Fig. 12. Querschnitt durch das Herz von *Octopus vulgaris* mit den Klappen der linken Vena branchialis. Man beachte besonders das in longitudinaler Richtung ausgespannte Septum. Im Lumen des Herzens Injektionsmasse und Blutkörperchen. Am Rande sind Zweige der Herzvenen angeschnitten. (Injektions-

masse: Berliner Blau; Schnittdicke: 15 $\mu$; gefärbt mit: Boraxcarmin; Photographiert mit Zeiss A. 2; Seiten verkehrt.)

Fig. 13. Die Klappen der rechten Vena branchialis von *Octopus vulgaris*.— Innerhalb des Herzlumens außer der Injektionsmasse zahlreiche Blutkörperchen. (Injektionsmasse: Berliner Blau; Schnittdicke: 15 $\mu$; gefärbt mit: Boraxcarmin. Photographiert mit Zeiss A. 4.)

Fig. 14. Zwei Schnittphasen der Arteria ggl. optici von *Eledone moschata* A. Querschnitt durch den Nervus opticus in unmittelbarer Nähe seiner Austrittsstelle aus dem Kopfknorpel. Man konstatiere, wie sehr die Lagerung der Art. ggl. opt. an die der Arteria centralis der Wirbeltiere erinnert; ferner beachte man, daß sich der sogenannte Augennerv nur zur Hälfte aus Nervenbündeln zusammensetzt. B. Querschnitt durch den Nervus opticus in unmittelbarer Nähe des Ganglion opticum. Man sieht, wie sich die Art. ggl. opt. noch innerhalb des »Nerven« gabelt. (Mikrophotographie eines gefärbten Schnittpräparates mit Zeiss A. 3; Injektionsmasse: Carmin rubr. opt.)

## Tafel XXI.

Fig. 15. Farbige Darstellung der unteren Herzvenen. (Die Hohlvenenschenkel sind abgeschnitten und nach vorn geklappt.) Die Zeichenerklärung erfolgt von vorn nach hinten: *V.C*, Vena cephalica; *Ao.post*, Aorta posterior; *V.c.d*, Vena cava dextra; *Vag*, Vagina; *Hnk*, Harnsacknebenkammer; *Ao.ant*, Aorta anterior; *Ur*, Ureter; *d.Hs*, dorsale Harnsackwand; *V.br*, Vena branchialis; *C*, Cor arteriosum; *C.br*, Cor branchiale; *W*, Wasserkanal; *Ov*, Oviduct; ♀, Ovarium; *v.Hs*, ventrale Harnsackwand; *R.abd*, Ramus abdominalis venae pallialis.

Fig. 16. Blick von oben in die Harnsackkammer nach Entfernung der Leber, des Sinus mesentericus und der dorsalen Harnsackwand. Man beachte den Unterschied in Bezug auf den Behang mit Venenanhängen zwischen »Peritonealtube« — auf unserem Bilde ist ihr oberer Teil zugleich mit der dorsalen Wand der Harnsacknebenkammer abgeschnitten — und Vena cava; ferner die Zweige des Ramus pericardialis venae pallialis. Um die Figur übersichtlicher zu machen, wurde der Oviduct in der Höhe der Kiemenbasis, der Wasserkanal ein wenig weiter hinten abgeschnitten. Venen blau, Arterien rot (*Eledone*).

Fig. 17. Kopfarterien und -venen von *Eledone moschata*. — Das Tier wurde von der Seite her aufpräpariert; das rechte Auge wurde entfernt; mit ihm auch die Scleroticalknorpelkapsel und mit dem Augennerven auch der Kopfknorpel. Ferner wurde die dem Schlundkopf aufliegende Muskulatur der Arme der rechten Seite weggeschnitten. Nach der Entfernung der muskulösen Leberkapsel wurde der Sinus mesentericus (Pars anterior) etwas nach rechts herübergezogen, damit man einen Einblick in ihn tun kann. Die Erklärung ergibt sich aus dem Text.

Fig. 18. Arterien des Schlundkopfes von *Eledone moschata*. Ansicht schräg von rechts oben. Die rechte Speicheldrüse wurde abgehoben, aber durch eine punktierte Linie angedeutet. Auch hier würde eine genaue Erklärung zu weit führen; sie ergibt sich aus dem Text. (S. 599 bis S. 601.)

Fig. 19. Vena genitalis und Ramus gonoducalis venae pallialis von *Eledone moschata* ♀. — Die rechte Kieme wurde links herübergeklappt, um den Verlauf der Geschlechtsgangvene zu zeigen. Ebenso wurde die den Enddarm enthaltende Bauchfelltasche nach links gezogen, um das Ovarium freizulegen, d. h. dessen Tasche, die außer dem Wassergefäßsystem der letzte Rest der Visceropericardial-

höhle ist. Um die Verlagerung beider bewerkstelligen zu können, mußte auch die Vena cephalica durchgeschnitten werden. Die Erklärung der der Figur beigegebenen Bezeichnungen erfolgt von vorn nach hinten: *V.C*, Vena cephalica. *S.m*, Sinus mesentericus; *T*, Tintendrüse; *Depr*, Musculus depressor infundibuli; *A*, After; *M*, Mantel; *L*, Leber; *Vg*, Vagina; *P*, Pancreas; *W*, Wasserkanal (Aquaeductus Krohni); *Ed*, Eileiterdrüse; *Ao*, Aorta cephalica; *Pt*, «Peritonealtuben»; *V.g*, Vena genitalis; *Km*, Kiemenmilz; *K*. Kieme; *V.gd*, Ramus gonoducalis venae pallialis; *Od*, Oviduct; *V.p*, Vena pallialis; ♀, Ovarium; *Ds*, Duodenalschlinge des Enddarms; *C.br*, Cor branchiale; + bedeutet die Stelle, wo die Geschlechtsgangvene (Ramus gonoducalis venae pallialis) von der Mantelvene abgeschnitten werden mußte, weil man sonst die Kieme nicht hätte nach links herüberklappen können.

NB. Es bedarf der Erwähnung, daß die Fig. 1 und 2 auf Taf. XIX und die Fig. 11 auf Taf. XX (auch Textfig. 2, 3 und 13), Venen- und Arteriensystem von *Eledone moschata* darstellend, des besseren topographischen Verständnisses wegen etwas schematisiert wurden. Auch die Fig. 4 auf Taf. XIX wäre völlig unschematisiert schwerer verständlich gewesen. Dahingegen wurde bei diesen Abbildungen peinlichst vermieden, Lagerungsveränderungen vorzunehmen, weil damit eine Beeinträchtigung der Topographie des Blutgefäßsystems Hand in Hand gegangen wäre. Die Zeichnungen im Text sind stärker schematisiert als die Tafelabbildungen, sofern diese nicht Photographien sind. Die farbigen Abbildungen der Taf. XXI sind nach der Natur gezeichnet; auch bei ihnen wurde das Maß des Schematisierens auf ein Minimum herabgesetzt. Hierbei machte es sich aber nötig, daß verschiedentlich Lagerungsveränderungen vorgenommen werden mußten. Ich hoffe, daß diese nicht Mißverständnisse hervorrufen werden. — Die Photographien zu den Fig. 3, 5, 6 und 8 auf Taf. XIX verdanke ich dem Hausmeister des Zoologischen Instituts in Leipzig, Herrn Karl Hager.

# Über die Entwicklung des Milchzahngebisses des afrikanischen Erdferkels (Orycteropus capensis Geoffr.).

## Ein Beitrag zur Histologie der Zahnentwicklung der Edentaten.

Von

**Paul Heuser**

Zahnarzt aus Düsseldorf.

(Aus dem Anatomischen Institut der Westfälischen Wilhelms-Univ. zu Münster.)

Mit Tafel XXII und XXIII.

Obwohl über die Entwicklung der Zähne bei den verschiedenen Ordnungen der Säugetiere in den letzten Jahrzehnten häufige und eingehende mikroskopische Untersuchungen angestellt wurden, ist auffallenderweise die Ordnung der Edentaten in bedeutend geringerem Maße zur Untersuchung herangezogen worden. Der Grund für die geringe Berücksichtigung der Entwicklung der Edentatenzähne wird in der Hauptsache darin zu suchen sein, daß es außerordentlich schwierig ist, ein für genaue mikroskopische Untersuchungen geeignetes und gut konserviertes Material der heutzutage seltenen und in Europa überhaupt nicht vorkommenden Tiere zu beschaffen.

So begegnen wir denn in der Literatur verhältnismäßig zahlreichen wissenschaftlichen Abhandlungen über die Zahnentwicklung bei Ungulaten, Rodentien, Insektivoren, Carnivoren und Primaten, während wir über die feinere Struktur und die Entwicklung der Edentatenzähne nur wenige, teilweise sogar unvollständige Mitteilungen vorfinden.

In neuerer Zeit sind allerdings *Dasypus*-Embryonen von Ballowitz und Röse auf ihre Zahnanlagen hin eingehend untersucht und die Ergebnisse ausführlich beschrieben worden; dagegen haben über die Entwicklung der *Orycteropus*-Zähne lediglich die französischen Forscher Pouchet und Chabry eine wenig vollständige mikroskopische Untersuchung angestellt, so daß Röse bereits in seiner Arbeit: »Zur Zahnentwicklung der Edentaten«, das Fehlen weiterer histologischer

Untersuchungen bedauert, »die gerade bei diesem Tiere erwünscht wären«.

Denn die Zähne der Edentaten bieten, weil sie in offenkundiger Reduktion begriffen sind und in ihrer Struktur von den Zähnen der übrigen Säugetiere erheblich abweichen, in ganz besonderem Maße für eine mikroskopische Untersuchung das größte Interesse und können zur Klärung der Abstammung der Edentaten und ihrer gegenseitigen Verwandtschaft bemerkenswerte Anhaltspunkte liefern.

Herr Professor Dr. med. et phil. Ballowitz, Direktor des anatomischen Instituts der Wilhelms-Universität zu Münster in Westfalen, besaß die Güte, mir einen Embryo von *Orycteropus capensis* zur Untersuchung der vorhandenen Zahnanlagen zu übergeben. Der Embryo, welcher eine Scheitel-Steißlänge von 11,8 cm hatte und sich in einem ausgezeichneten Konservierungszustand befand, war Herrn Prof. Ballowitz von den beiden Konservatoren der zoologischen Abteilung des Museums in Bergen in Norwegen, den Herren Dr. A. Appellöf und A. Grieg, in liebenswürdiger Weise zur wissenschaftlichen Untersuchung überlassen worden. Bei der außerordentlich großen Seltenheit des Materials war es Herrn Prof. Ballowitz leider nicht möglich, noch andere Embryonen früherer oder späterer Entwicklungsstadien zu beschaffen. Daher mußte ich mich bei der Untersuchung allein auf den vorliegenden Embryo beschränken. Ich unternahm gerne diese Untersuchung, um so mehr, als eine wissenschaftliche Abhandlung des Herrn Prof. Ballowitz: »Das Schmelzorgan der Edentaten, seine Ausbildung im Embryo und die Persistenz seines Keimrandes beim erwachsenen Tier« mir bei der Untersuchung der Zahnanlagen des *Orycteropus* wertvolle Fingerzeige bot.

Bevor ich zur Darstellung der Ergebnisse meiner Untersuchungen übergehe, möchte ich an der Hand der einschlägigen Literatur das Wesentlichste vorausschicken, was über die Anzahl, Form, Stellung, Struktur und Entwicklung der Zähne bei *Orycteropus capensis* bereits bekannt ist.

## I. Literaturübersicht nebst Angaben über das Gebiß des erwachsenen Orycteropus.

Cuvier ist der erste Autor, der 1823 in seinen »Recherches sur les ossemens fossiles« einige allerdings äußerst spärliche Angaben über die Zähne des *Orycteropus* veröffentlicht. Er beschreibt sowohl im Oberkiefer als auch im Unterkiefer 5 große Zähne auf jeder Seite, und

diesen vorhergehend drei durch größere Zwischenräume getrennte kleine Zähne, deren Zahl jedoch unbeständig ist, da die ersten der kleinen Zähne sehr selten, meistens nur die zweiten oder dritten erhalten bleiben. Während von den großen Zähnen die ersten, zweiten und fünften eine einfache Cylinderform aufweisen, erscheinen die dritten und vierten aus zwei Cylindern, »deux cylindres adossés«, zusammengesetzt.

Über die Struktur der *Orycteropus*-Zähne teilt Cuvier nur mit, daß sie aus einer unbeschränkten Anzahl kleiner paralleler Röhren zusammengesetzt sind, deren Öffnungen auf der Basis deutlicher sichtbar sind als auf der Kaufläche. Cuvier vertritt die Ansicht, daß die Krone eines jeden Zahnes beim Ausbruch von Schmelz bedeckt ist, der allerdings bald infolge der Reibung bei dem Kauakt verloren geht. Über das permanente Wachstum der Zähne äußert Cuvier sich nicht; zum Schluß bemerkt er noch kurz, daß der *Orycteropus*-Zahn keine Wurzel besitzt: »Il n'y a aucune racine«.

Weitere, etwas ausführlichere Mitteilungen über die Zahl, Stellung und Struktur der Zähne des *Orycteropus* finde ich in H. F. Jägers 1837 erschienener Inaugural-Dissertation: »Anatomische Untersuchung des *Orycteropus capensis*«.

Zunächst stellt der Autor die Tatsache fest, daß dem Tiere Schneide- und Eckzähne fehlen, Backzähne dagegen in unbeständiger Anzahl vorhanden sind. Jäger untersuchte drei verschiedene Schädel von *Orycteropus capensis*; er fand bei dem ersten Schädel im Oberkiefer und Unterkiefer je 10 Zähne, bei dem zweiten Schädel jedoch im Oberkiefer 16, im Unterkiefer 12 Zähne; der dritte Schädel wies hingegen eine unregelmäßige Zahl von Zähnen auf, der Oberkiefer enthielt auf der rechten Seite 6, auf der linken Seite 5 Zähne, der Unterkiefer rechts 5, links 4 Zähne. Dabei machte Jäger die Beobachtung, daß der die meisten Zähne enthaltende Schädel offenbar einem jungen Tiere angehörte. Er war nämlich im ganzen kleiner als die übrigen Schädel; auch waren die einzelnen Knochen desselben dünner und poröser und ihre Fortsätze weniger deutlich ausgebildet; besonders aber zeigten die Zähne selbst einen geringeren Entwicklungszustand, sie ragten weniger hoch aus den Kiefern hervor, hatten einen kleineren Durchmesser und besaßen auf ihren Kauflächen noch nicht die ausgesprochen schiefen Abschnitte, die infolge der andauernden Reibung mit den entgegengesetzten Zähnen entstehen.

Aus diesem Befunde: daß die große Variation in der Anzahl der Zähne mit der Altersverschiedenheit der untersuchten Schädel zu-

sammenhängt, glaubt JÄGER die Folgerung ziehen zu können, daß die Anzahl der Zähne mit zunehmendem Alter abnimmt, indem die vorderen Zähne ausfallen und ihre Alveolen sich mit Knochenmasse füllen. Er findet für seine Ansicht einen Stützpunkt in der Tatsache, daß die vorderen Zähne, soweit sie überhaupt noch vorhanden sind, nur sehr klein und »spitzig« sind und eigentlich bloß Rudimente darstellen, die nicht die eigentümliche Form der Backzähne zeigen. Daher bezeichnet JÄGER diese rudimentären Zähne im Gegensatz zu den »wahren Backzähnen« als »falsche Backzähne«. Nach JÄGERS Untersuchungen sind die falschen Backzähne stets durch einen großen Zwischenraum voneinander getrennt. Als normale Zahl für die wahren Backzähne gibt JÄGER im Oberkiefer 5, im Unterkiefer 4 auf jeder Seite an. Im Unterkiefer scheinen die Zähne auf der inneren Seite etwas mehr aus dem Kiefer hervorzuragen als auf der äußeren Seite, da die Kauflächen sich von innen nach außen etwas abflachen; in umgekehrter Weise, jedoch in geringerem Grade, verhält es sich bei den wahren Backzähnen des Oberkiefers. Der Rand der Kaufläche eines jeden wahren Backzahnes ist von einem braun gefärbten Ring umgeben, der besonders deutlich an der inneren Seite der unteren Backzähne erkennbar ist. Über die Form der einzelnen wahren Backzähne und ihre gegenseitige Stellung schreibt JÄGER ausführlich folgendermaßen:

»Der vorderste Backzahn des Oberkiefers ist der kleinste; er ist von beiden Seiten zusammengedrückt und hat im Durchschnitt eine elliptische Form, er entspricht dem ersten unteren Backzahn. Der zweite ist etwas größer und beinahe cylindrisch; er ist größtenteils dem zweiten unteren entgegengesetzt, jedoch berührt er auch noch etwas den unteren ersten Backzahn. Der dritte und vierte Backzahn sind beinahe gleich, doch übertrifft der vierte noch etwas den dritten an Größe, sie haben auf der inneren und äußeren Seite eine tiefe Furche, wodurch sie das Aussehen von zwei aneinander gelegten Cylindern erhalten; der dritte obere kommt beim Kauen mit dem zweiten und dritten unteren und der vierte obere mit dem dritten und vierten unteren in Berührung. Der hinterste Backzahn ist wieder etwas kleiner als die beiden vorhergehenden, und besitzt keine so tiefe Furche auf der inneren und äußeren Seite, er entspricht allein dem vierten unteren Backzahn und seine Kaufläche hat daher auch keinen abgeschliffenen Rand, wie dies bei den andern der Fall ist.

Am Unterkiefer steht der erste Backzahn in Hinsicht auf Form und Größe in der Mitte zwischen den zwei vordersten wahren Backzähnen des Oberkiefers. Die übrigen drei sind den drei hinteren Back-

zähnen des Oberkiefers ganz analog. Ihre Stellung zu den Zähnen des Oberkiefers erhellt aus der obigen Beschreibung der Oberkieferzähne.

Wegen der angeführten gegenseitigen Stellung der Zähne zeigen die Kauflächen der Zähne des Unterkiefers an ihrer vorderen Seite einen abgeschliffenen Rand, denen ein gleicher an der hinteren Seite des zunächst vor ihnen gelegenen Zahns im Oberkiefer entspricht, indem ein unterer Zahn immer zwei obere und umgekehrt ein oberer immer zwei untere berührt, ausgenommen den ersten und letzten oberen wahren Backzahn, welcher nur mit dem ersten und letzten unteren Backzahn in Berührung kommt«.

Über die feinere Struktur der *Orycteropus*-Zähne macht Jäger nur sehr knappe Mitteilungen. Er gibt an, daß sie sich im Innern aus einer »Anzahl von kleinen Röhrchen« zusammensetzen, die miteinander parallel verlaufen und auf der Wurzelbasis und auf der Kaufläche frei enden. Auf der Wurzelbasis sind die Querschnitte der Röhrchen leicht zu erkennen; sie zeigen eine unregelmäßige, meist fünfeckige Form. Auf der Kaufläche ist das Gewebe dichter, die Öffnungen der Röhrchen sind schmäler und nur unter dem Vergrößerungsglas wahrnehmbar.

Als Wurzel kann nach Jägers Ansicht nur der Teil des *Orycteropus*-Zahnes angesprochen werden, der in der Alveole steckt. In Form und Gewebe unterscheidet er sich nicht im geringsten von dem aus dem Kiefer hervorragenden Teil des Zahnes. Über die feinere Struktur der »kleinen Röhrchen« gibt Jäger ebensowenig Aufschluß wie über die Zahnpulpa, deren Vorhandensein er sogar gänzlich bestreitet, indem er behauptet, der *Orycteropus*-Zahn »besitzt im Innern keine Höhlung für die pulpa dentis«.

Über das permanente Wachstum der Zähne teilt Jäger nichts mit.

Rapp, unter dessen Anleitung Jäger seine Untersuchungen anstellte, verweist in seiner kurz darauf erschienenen Abhandlung: »Anatomische Untersuchungen über die Edentaten«, bei Besprechung des *Orycteropus* in der Hauptsache auf Jäger, geht aber ein wenig näher auf die eigentümliche Struktur der *Orycteropus*-Zähne ein. Nach seinen Untersuchungen ist der *Orycteropus*-Zahn aus senkrechten, meist unregelmäßig sechsseitigen Säulen zusammengesetzt. In der Achse einer jeden Säule verläuft ein Kanal, der auf der Kaufläche mit »Knochenerde« ausgefüllt ist. Als wesentlich hebt Rapp hervor, daß die oberflächliche Lage eines jeden Kanals durchsichtig ist, wie er an dünnen Querschnitten unter dem Mikroskop beobachten konnte. Darauf folgt eine dichtere Lage, die von undurchsichtigen Fasern

gebildet wird, welche von der durchsichtigen Lage ausstrahlen und filzartig untereinander verbunden sind. Die chemischen Bestandteile der *Orycteropus*-Zähne sind nach Rapps Feststellungen: 27,3 organische Substanz, 65,9 phosphorsaurer Kalk, 6,8 kohlensaurer Kalk.

Eine wesentlich genauere Beschreibung der *Orycteropus*-Zähne verdanken wir dem französischen Forscher Duvernoy, welcher die Ergebnisse seiner Untersuchungen im Jahre 1853 veröffentlichte. Auch Duvernoy macht bei den *Orycteropus*-Zähnen einen Unterschied zwischen den vollkommen ausgebildeten hinteren Backzähnen »arrière-molaires« und den kleineren vorderen Backzähnen »avant-molaires«. In einer jeden Kieferhälfte fand er 4 hintere Backzähne, von denen der erste einen einfachen cylindrischen Bau aufweist, während der zweite und dritte aus zwei Cylindern, »deux cylindres soudés«, zusammengesetzt sind; der vierte hintere Backzahn ist wieder einfach cylindrisch, jedoch ist durch eine buccalwärts und lingualwärts senkrecht verlaufende Furche die Zusammensetzung aus zwei Cylindern noch angedeutet. In seiner Größe hält der vierte Backzahn die Mitte zwischen dem ersten Backzahn einerseits und dem zweiten und dritten Backzahn anderseits. Die leichte bei den oberen Zähnen nach innen, bei den unteren Zähnen nach außen gerichtete Neigung der Kaufläche beobachtete Duvernoy in gleicher Weise, wie Jäger sie geschildert hat. Die vorderen Backzähne beschreibt Duvernoy als sehr hinfällig und ihre unbeständige Anzahl variierend mit dem Alter der Tiere, wie aus den Untersuchungen von fünf verschieden großen Schädeln klar hervorgeht. In dem Oberkiefer eines sehr jungen Tieres fand Duvernoy auf jeder Seite 3 vordere Backzähne, von denen der erste äußerst rudimentär und durch einen großen Zwischenraum von dem zweiten getrennt ist. Der zweite vordere Backzahn ist etwas größer, scharf und spitz und steht ebenfalls in einiger Entfernung von dem dritten. Der dritte vordere Backzahn schließlich ist noch stärker ausgebildet und steht nahe vor dem ersten hinteren Backzahn. Im Unterkiefer desselben Tieres ist von den vorderen Backzähnen nur der dritte vorhanden. In den Kiefern eines erwachsenen Tieres beobachtete Duvernoy nur zwei vordere Backzähne. Der Schädel eines dritten ebenfalls erwachsenen Tieres besitzt im Oberkiefer auf jeder Seite drei vordere Backzähne, von denen der erste so klein ist, daß er nach Duvernoys Ansicht das Zahnfleisch niemals wird durchbrechen können. Im Unterkiefer ist nur der zweite und dritte vordere Backzahn erhalten. Ein vierter einem offenbar noch älteren Tiere angehörender Schädel zeigt im Oberkiefer jederseits zwei, im Unterkiefer

nur einen vorderen Backzahn, während ein fünfter Schädel der vorderen Backzähne gänzlich entbehrt.

Ein weit größeres Interesse als diese makroskopischen Feststellungen beanspruchen jedoch die Ergebnisse der von Duvernoy an den *Orycteropus*-Zähnen angestellten mikroskopischen Untersuchungen, auf die ich im folgenden kurz eingehen möchte. An Querschnitten, in welche *Orycteropus*-Zähne der ganzen Höhe nach von der Kaufläche bis zur Wurzelbasis zerlegt wurden, stellte Duvernoy fest, daß die Zähne sich nicht, wie die früheren Beobachter angenommen hatten, aus Röhren, sondern aus größtenteils sechsseitigen regulären Prismen zusammensetzen, von denen zwei gegenüberliegende Seiten stets kleiner sind als die übrigen Seiten. In geringer Anzahl kommen auch unregelmäßig sechsseitige, zuweilen sogar fünfseitige Prismen vor. In der Mitte eines jeden Prisma befindet sich ein cylindrischer Hohlraum, der, wie Duvernoy als erster feststellte, einen Teil der Zahnpulpa beherbergt. Auf einigen Querschnitten stellt der Hohlraum die Form einer Ellipse statt eines Kreises dar, weil die Cylinderform des Hohlraumes manchmal etwas zusammengedrückt ist. Auf einem dicht unter der Kaufläche entnommenen Querschnitt nahm Duvernoy mehrere konzentrische Kreise wahr, die nach seiner Ansicht darauf hindeuten, daß die Umbildung der Zahnpulpa zu harter Substanz nach und nach von der Peripherie nach der Mitte zu fortschreitend erfolgt, in dem Maße, wie der Zahn beim Kauen abgenutzt wird. Die Umbildung des weichen Pulpagewebes zu harter Zahnsubstanz, deren Ergebnis Rapp als »Knochenerde« bezeichnet, möchte Duvernoy für eine Art Verkalkung, »cristallisation calcaire«, halten, wie er sie auch bei den oberen Schneidezähnen des Hasen gefunden hat. Ferner machte Duvernoy die Beobachtung, daß von dem äußersten der konzentrischen Kreise ausgehend in dem Zahnbein zahlreiche feine, vaskuläre Kanäle verlaufen, die sich, je näher sie an die Begrenzungsseiten eines jeden Prisma herantreten, vielfach verzweigen. Zwischen den sich berührenden Seiten zweier benachbarter Prismen entdeckte Duvernoy eine helle transparente Linie, »ligne blanche«, durch welche einige der vorhin erwähnten feinen vaskulären Kanälchen hindurchziehen, um sich mit den Kanälchen der benachbarten Prismen zu verbinden. Nach Duvernoys Untersuchungen besitzt der *Orycteropus*-Zahn keinen Schmelz, sondern ist nur mit einer Schicht von Cement umkleidet, das eine eigentümliche Struktur aufweist. Auf dem Querschnitt erscheint die Cementschicht als ein den Zahn rings umgebender Ring. An der Innenseite dieses Ringes, in nächster Nachbarschaft

der äußersten Seiten der peripherischen Prismen, befinden sich in dem Cement zahlreiche Knochenkörperchen, von denen kleine gewundene Kanälchen ausgehen; die äußere Schicht des Cementringes ist dagegen gänzlich frei von Knochenkörperchen und stellt eine homogene halbtransparente Masse dar. Weil die Knochenkörperchen sich nicht in den hellen Streifen vorfinden, welche die anstoßenden Seiten der einzelnen Prismen voneinander trennen, ist DUVERNOY überzeugt, daß die Prismen untereinander nicht durch Cement verbunden sind, sondern daß sie in ihrer ganzen Masse mit Einschluß der hellen Streifen nur aus Zahnbein bestehen. Außerdem machte DUVERNOY die Beobachtung, daß, während die Kaufläche der Backzähne infolge der Abnutzung ein wenig ausgehöhlt ist, ihr äußerer Rand etwas hervorragt. Er zieht hieraus den Schluß, daß das Cement, welches die *Orycteropus*-Zähne umgibt, härter als das Zahnbein ist.

DUVERNOY vergleicht dann zwei Querschnitte eines *Orycteropus*-Zahnes, von denen der eine 1 mm über dem Wurzelende, der andre 2 mm unter der Kaufläche entnommen ist. Auf dem ersteren Schnitt sieht man in jedem Prisma den kreisrunden Pulparaum in seiner größten Ausdehnung. Die in spärlicher Anzahl im Zahnbein verlaufenden konzentrischen Kreise reichen fast bis an die Seitenwände eines jeden Prisma und nehmen dort selbst eine mehr prismatische Gestalt an. Die von den äußersten der konzentrischen Kreise ausgehenden Kanäle können sich, da nur eine unbedeutende schmale Zahnbeinschicht vorhanden ist, nur wenig verzweigen. Auf dem unterhalb der Kaufläche entnommenen Schnitt ist die Pulpahöhle bedeutend verengt; ihre frühere Ausdehnung ist aber durch einen aus konzentrischen Kreisen zusammengesetzten Ring verkalkter Zahnsubstanz, welcher die Pulpahöhle rings umgibt, angedeutet. Auf diesem Schnitt sind die bereits mehrfach erwähnten radiär gerichteten Kanälchen sehr zahlreich vertreten, die unter vielfachen Verzweigungen bis an die Seitenwände der Prismen verlaufen.

Endlich stellte DUVERNOY noch an einem unmittelbar unter der Kaufläche entnommenen Schnitt fest, daß die Pulpahöhlen ganz verschwunden und von harter Zahnsubstanz völlig ausgefüllt sind.

An einem durch das Prisma eines entkalkten Zahnes geführten Längsschnitt erläutert DUVERNOY nochmals die bereits an Querschnitten angestellten Beobachtungen und macht besonders auf die Gestalt und Lage der Pulpa, »bulbe membraneux«, aufmerksam, die unter Einwirkung der Entkalkungsflüssigkeiten sich gekrümmt und ihre cylinderförmige Behausung teilweise verlassen hat.

Auf Grund seiner Untersuchungen kommt Duvernoy zu folgenden Ergebnissen:

1. Jedes Prisma des zusammengesetzten *Orycteropus*-Zahnes stellt einen selbständigen Zahn dar.

2. Die harte Substanz eines jeden Einzelzahnes besteht ausschließlich aus Zahnbein; eine die Prismen untereinander verbindende Cementschicht existiert nicht; der die Prismen begrenzende transparente Streifen besitzt dieselbe Struktur wie das Zahnbein.

3. Cement befindet sich in dünner Lage nur an der Außenseite des *Orycteropus*-Zahnes, also an den äußersten Seiten der äußersten Prismen.

Schließlich beschreibt Duvernoy noch zwei Querschnitte eines vorderen rudimentären Backzahnes, von denen er den einen 2 mm unterhalb der Kaufläche, den andern 1 mm oberhalb der Wurzelbasis entnommen hat. Der erstere Schnitt zeigt nur schwer erkennbare, undeutlich geformte und abgegrenzte Prismen. Die inneren Hohlräume sind nicht rund oder elliptisch, sondern erscheinen verlängert, ausgezogen und beinahe linienförmig. Die von den Pulparäumen ausstrahlenden Kanälchen sind kaum wahrnehmbar. Der ganze Zahn ist von einer außerordentlich dicken Cementschicht umgeben, welche zahlreiche, in konzentrischen Lagen angeordnete Knochenkörperchen enthält. Außerdem verlaufen in dem Cement noch feine Kanälchen, welche denen des Zahnbeins analog sind.

Auf dem zweiten, durch die Wurzelbasis geführten Schnitt ist hingegen die Form der Prismen und die rundliche Gestalt der Pulpahohlräume noch scharf ausgeprägt. Merkwürdigerweise befindet sich im Zahnbein zwischen den von der Pulpahöhle ausgehenden und sich verzweigenden Kanälchen eine große Anzahl von Knochenkörperchen, so daß hier im Zahnbein ungefähr dasselbe Bild sich zeigt wie im Cement des vorigen Schnittes.

In ähnlicher Weise, wie Duvernoy, stellte auch Owen im Jahre 1868 Untersuchungen über die feinere Struktur der *Orycteropus*-Zähne an.

Zwischen vorderen und hinteren Backzähnen macht Owen keinen Unterschied, sondern er beschreibt die Zähne sämtlich als einfache Backzähne, indem er sagt: »they all belong to the molar series«. Im Oberkiefer befinden sich jederseits 7, im Unterkiefer jederseits 6 Zähne, von denen der erste und kleinste in jeder Kieferhälfte nur kurze Zeit funktioniert und dann ausfällt.

Nach Owens Untersuchungen, deren Ergebnisse sich teilweise mit denen Duvernoys decken, ist der *Orycteropus*-Zahn aufzufassen

als eine Anhäufung von Einzelzähnen, »denticles«, von denen ein jeder die Struktur eines typischen Zahnes hat. Jeder Dentikel enthält eine konische, nach der Kaufläche spitz zulaufende Pulpahöhle, deren Durchmesser im Querschnitt an der Basis des Zahnes am größten erscheint. Von der Pulpahöhle aus ziehen in radiärer Richtung feine Kanälchen bis zur äußersten Dentikelgrenze hin. Während DUVERNOY sich entschieden gegen das Vorkommen einer Cementschicht zwischen den Einzelzähnen ausspricht, ist OWEN der Überzeugung, daß die Dentikel untereinander durch Cement verbunden sind.

Die Entwicklung des *Orycteropus*-Zahnes geht nach OWENS Ansicht folgendermaßen vor sich: Die einzelnen den Zahn zusammensetzenden Dentikel entwickeln sich nach denselben Gesetzen und von einer ebenso einfachen Matrix aus wie die Zähne der übrigen Säugetiere. Das Dentin entsteht durch eine Verkalkung der Pulpa, das Cement durch eine Verknöcherung der Kapsel. Beide Gewebe: Pulpa und Kapsel, werden auf dem Grunde der Alveole fortwährend produziert in demselben Verhältnis, wie die allmähliche Umwandlung des weichen Pulpagewebes zu harter Zahnsubstanz Hand in Hand mit der Abnutzung der Kaufläche des stetig wachsenden Zahnes vor sich geht. Die Zunahme des Umfangs des *Orycteropus*-Zahnes während des Wachstums der Kiefer erklärt OWEN einerseits durch Bildung neuer Dentikel, anderseits durch Vergrößerung des Umfangs der ursprünglichen Dentikel an der Basis des Zahnes.

Weitere Beobachtungen über die Zähne des *Orycteropus* teilt GIEBEL 1874 in »BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs« mit.

Als Norm für die Anzahl der Zähne stellt GIEBEL im Oberkiefer jederseits 7, im Unterkiefer jederseits 6 Zähne fest. Manchmal sind die ersten kleineren dieser Zähne in unbeständiger Anzahl vorhanden und können fehlen; bisweilen kann auch eine größere Zahl von Zähnen vorkommen. Die beiden ersten Zähne in jeder Kieferhälfte beschreibt GIEBEL als »abgerückt, stiftförmig«, die übrigen als »komprimiert cylindrisch, wurzellos in tiefen Alveolen steckend, am Wurzelende ohne Pulpahöhle«. Die an der Innen- und Außenfläche senkrecht verlaufende Rinne beobachtete GIEBEL bei den vor- und drittletzten unteren, und bei den letzten drei oberen Zähnen. Über die histologische Struktur der Zähne bemerkt GIEBEL, daß sie aus ungleich sechs-, fünf- oder vierseitigen Prismen bestehen, von denen jedes einen centralen Kanal enthält, der vor dem unteren Ende sich plötzlich erweitert und an der Wurzelbasis selbst geöffnet ist. Die Prismen bestehen aus hartem, gefäßlosen Zahnbein, das von sehr feinen, radiären Kalkröhr-

chen durchsetzt ist, die, vom centralen Kanal ausgehend, sich unter wiederholter Teilung bis an die Peripherie der Prismen fortsetzen. Wie Duvernoy und Owen, faßt auch Giebel die Prismen als einzelne Zähne und ihren centralen Kanal als Pulpahöhle auf. Giebel schreibt dann ferner: »Die Kanäle werden unmittelbar umgeben von einer Verknöcherung der Pulpakapsel, welche hier die Stelle des Cementes vertritt. So aufgefaßt, stimmt die Entwicklung der *Orycteropus*-Zähne mit der bei andern Säugetieren überein«.

Die französischen Forscher Pouchet und Chabry sind die ersten und bis jetzt auch die einzigen, welche im Jahre 1884 eine mikroskopische Untersuchung der Zahnanlagen des *Orycteropus* an einem sehr jungen Tier angestellt haben, dessen Ober- und Unterkiefer sie in Serienschnitte zerlegten.

Dabei machten beide Autoren zunächst die überraschende Entdeckung, daß sich im Unterkiefer in gleicher Höhe mit der Symphyse des Kinns, also an einer Stelle, an der beim erwachsenen *Orycteropus* niemals Zähne vorhanden sind, die Anlage eines kleinen Schneidezahnes von 0,03 mm vorfindet. Die Zahnanlage besitzt eine ziemlich dicke Dentinkappe, eine centrale Pulpa und ein wenig entwickeltes Schmelzorgan. Das Dentin zeigt eine strahlenartige, dunkle Struktur; das Schmelzorgan ist durchgehends von gleichartigen Zellen gebildet. Die Zahnleiste läßt sich nicht mehr deutlich verfolgen; an ihrer Stelle sieht man vereinzelte, teils übereinander gelagerte Epithelhaufen, die sich aus abgeplatteten Zellen zusammensetzen. Jeder dieser Epithelhaufen besitzt einen inneren medialen abgerundeten und einen äußeren buccalen weniger deutlich abgegrenzten Rand. Der tiefste und größte Epithelhaufen ist schräg nach unten und innen gerichtet und liegt medialwärts von der Zahnanlage. Nach Pouchets und Chabrys Ansicht stellen diese Epithelhaufen nichts andres als die Reste der bereits vom Bindegewebe durchlöcherten Zahnleiste dar. Eine Verbindung der Zahnleistenreste mit dem Schmelzorgan konnten Pouchet und Chabry nicht mehr wahrnehmen. Aus der Abbildung ist ferner ersichtlich, daß die Zahnleiste nach Abschnürung des rudimentären Schneidezahnes als Ersatzleiste weiter in die Tiefe und nach innen gewachsen ist, worauf die beiden Autoren allerdings nicht besonders aufmerksam machen. Demnach weist das Verhalten der Zahnleiste darauf hin, daß der rudimentäre Schneidezahn zum Milchgebiß gehört.

Außerdem beobachteten Pouchet und Chabry in derselben Kiefergegend noch eine von dieser Zahnanlage völlig unabhängige

Einsenkung des Epithels, die mehr medialwärts und oberhalb der vorigen Zahnanlage gelegen ist und die Form eines dicken und kurzen Bandes darstellt. Diese Einsenkung geht vom vordersten Teil des Kiefers aus, wächst dann in die Tiefe und nach hinten, ohne in ihrem Verlauf die geringste Andeutung der Differenzierung zu einem Schmelzorgan erkennen zu lassen. Da Pouchet und Chabry nur diesen einen Embryo untersuchten, lassen sie die Frage, ob diese Einstülpung die Spur einer zweiten Zahnanlage darstellen kann, oder ob es sich in diesem Falle bloß um eine Zufallserscheinung (accident insignifiant) handelt, unentschieden.

Im Oberkiefer fanden Pouchet und Chabry auffallenderweise keinerlei Anzeichen für Anlagen von Schneidezähnen. Über das Vorhandensein von Anlagen bleibender Zähne berichten die beiden Forscher nichts.

Pouchet und Chabry haben mithin das Verdienst, durch die Entdeckung des rudimentären Schneidezahnes und der an seiner medialen Seite verlaufenden Ersatzleiste, zuerst — wenn auch unbewußt — nachgewiesen zu haben, daß die Vorfahren des *Orycteropus* ursprünglich heterodont und diphyodont gewesen sind. Außerdem läßt die Tatsache, daß bei diesem jungen Embryo ein wenn auch wenig entwickeltes Schmelzorgan vorhanden ist, bereits darauf schließen, daß die schmelzlosen Zähne des *Orycteropus* sich nach denselben Gesetzen entwickeln müssen wie die Zähne der übrigen Säugetiere.

Eine wertvolle Ergänzung fanden Pouchets und Chabrys Feststellungen durch Thomas, welcher im Jahre 1890 an zwei jungen weiblichen Exemplaren des *Orycteropus* ein vollständiges, noch nicht durchgebrochenes Milchgebiß entdeckte und dadurch den endgültigen Beweis erbrachte, daß das *Orycteropus*-Gebiß diphyodont und heterodont ist.

Im Oberkiefer beschreibt Thomas auf jeder Seite 7 Milchzähne. Der am äußersten Ende des Kiefers stehende Milchzahn ist der größte und besitzt als einziger zwei deutlich getrennte Wurzeln, eine vordere und eine hintere. Der vorletzte Milchzahn ist bei weitem kleiner und griffelförmig. Über die Zugehörigkeit des drittletzten Zahnes zum Milchgebiß ist Thomas im Zweifel, weil dieser Zahn in seiner Gestalt, seinem größeren Durchmesser und seiner offenen Basis große Ähnlichkeit mit den vorderen Backzähnen des permanenten Gebißes zeigt. Anderseits steht jedoch seine vollständige Verkalkung in deutlichem Gegensatz zu der noch weichen Beschaffenheit der permanenten Zähne desselben Kiefers, so daß nach Thomas' Ansicht die größere Wahr-

scheinlichkeit dafür spricht, den Zahn dennoch für einen Milchzahn anzusehen. Vor diesen drei Zähnen fand Thomas noch vier kleinere griffelförmige, einander ähnliche und gleich weit voneinander entfernte Milchzähne. Bei einem Tier war auf einer Seite des Oberkiefers sogar noch ein achter äußerst kleiner Milchzahn vorhanden.

Im Unterkiefer hat die Entwicklung der Zähne im allgemeinen etwas größere Fortschritte gemacht, besonders insofern, als außer den Milchzähnen auch die Keime der permanenten Zähne bereits deutlicher sichtbar sind. Die Zahl der Zähne beträgt im Unterkiefer auf jeder Seite vier; der letzte ist, wie auch im Oberkiefer, der größte und besitzt zwei Wurzeln. Seinen Platz hat er direkt über dem Keim des viertletzten permanenten Backzahnes. Die übrigen vor diesem großen Milchzahn befindlichen Milchzähne sind klein, spitz, fast gleichweit voneinander entfernt und stehen, wie auf der Zeichnung ersichtlich ist, ebenfalls in allernächster Nähe von Keimen permanenter Zähne. Zwischen den beiden vordersten Milchzähnen ist in gleicher Höhe mit diesen die Spitze eines bei weitem größeren Zahnes sichtbar, den Thomas, weil er im Gegensatz zu den Milchzähnen gänzlich unverkalkt ist, für einen vorderen permanenten Zahn hält.

Auf einem durch den letzten Milchzahn des Oberkiefers gelegten Querschnitt gewahrt man zahlreiche, verschieden große, mehr oder weniger runde Öffnungen, welche die Querschnitte der einzelnen Höhlungen darstellen, in die sich die Pulpa nach erfolgter Teilung bereits erstreckt hat. Thomas glaubt mit Bestimmtheit annehmen zu können, daß ein vollständig ausgebildeter Milchzahn dieselbe eigentümliche Struktur aufweise, wie ein permanenter Zahn, da bereits bei diesem relativ jungen Milchzahnkeim die ersten Anfänge der komplizierten Struktur angedeutet seien.

Auf Grund der Ergebnisse seiner Untersuchungen stellt Thomas dann des weiteren fest, daß *Orycteropus* sowohl diphyodont als auch heterodont ist. Den Beweis für die Diphyodontie erblickt Thomas in der Tatsache, daß die Milchzähne über den Keimen der permanenten Zähne stehen, insbesondere daß der letzte Milchzahn seinen Platz über dem Keim des viertletzten permanenten Zahnes hat; hieraus geht wiederum hervor, daß die drei letzten permanenten Zähne keine Vorgänger im Milchgebiß haben und infolgedessen als echte Molaren angesprochen werden müssen. Für die Heterodontie spricht nach Thomas' Überzeugung die deutliche Verschiedenheit in der Form des letzten großen zweiwurzeligen Milchzahns im Gegensatz zu den kleinen spitzen vorderen Milchzähnen. Thomas glaubt, daß die ursprünglich wohl

ausgebildeten Schneide- und Eckzähne der Vorfahren des *Orycteropus* später unterdrückt wurden, um der infolge veränderter Ernährungsweise sich wurmförmig verlängernden Zunge Platz zu machen.

Schließlich macht Thomas den Vorschlag, die Orycteropodiden von den übrigen teils zahnlosen, teils monophyodonten und homodonten Ordnungen der Edentaten zu trennen, da ihre Zugehörigkeit zu den Diphyodonten und Heterodonten erwiesen ist.

Weber betrachtet in seinem Handbuch »Die Säugetiere« die Entwicklung der Zähne des *Orycteropus* nach gänzlich neuen Gesichtspunkten. Es sei zunächst erwähnt, daß Weber vorschlägt, den Orycteropodiden hauptsächlich der eigentümlichen, prismatisch zusammengesetzten Zähne wegen den Namen »*Tubulidentata*« zu geben und ihnen den Wert einer regelrechten Ordnung zuzuerkennen, im Gegensatz zu der Ordnung der »*Squamata*« (Manidae) und der Ordnung der »*Xenarthra*«, welche Bradypodidae, Myrmecophagidae und Dasypodidae in sich vereinigen soll.

Über den *Orycteropus*-Zahn teilt Weber dann mit, daß sich im Centrum eines jeden Prisma eine cylindrische Höhle befindet, welche gewissermaßen »eine Verlängerung der gefäßführenden Zahnpulpa« enthält. Mit andern Worten hat sich nach Webers Ansicht die Zahnpulpa für die einzelnen Prismen in zahlreiche sekundäre Papillen zerlegt, deren jede ein Centrum für Dentinbildung abgibt. »Ich erachte es denn für wahrscheinlich«, fährt Weber fort, »daß hier das aberrante Reduktionsprodukt eines ursprünglich schmelzfaltigen Zahnes vorliegt. Derselbe verlor seine Schmelzbedeckung, wurde ein beständig wachsender, wurzelloser Zahn mit Dentikelbildung, welche täuschend Selachierzähne nachahmt«.

Weber ist geneigt, das Dentin des *Orycteropus*-Zahnes in nahe Beziehung zum Vasodentin zu bringen, wie es in den Zähnen von Ungulaten, Cetaceen, Sirenia und Megatherium vorkommt. Das gefäßhaltige Bindegewebe stellt seiner Überzeugung nach ebenfalls nur zahllose Miniaturpulpen dar, von denen schließlich immer wieder Dentinröhrchen ausstrahlen. In den Zähnen des *Orycteropus* würden diese Miniaturpulpen eine vertikale Richtung und einen erheblichen Umfang besitzen und von einer basalen Zahnpulpa ihren Ausgang nehmen. Schon aus Duvernoys Feststellungen: daß der Bau der vorderen Backzähne, ganz besonders aber die Gestalt und Lage ihrer sekundären Pulpen weit unregelmäßiger und weniger vollkommen entwickelt ist, als bei den vier hinteren Backzähnen, geht, wie Weber glaubt, bereits deutlich hervor, daß bei den *Orycteropus*-Zähnen Re-

duktionserscheinungen mit Ausbildung in einseitiger und abweichender Richtung vorliegen. Eine wichtige Bestätigung für seine Ansicht findet Weber in der Verschiedenheit der von Thomas entdeckten Milchzähne, deren letzter durch den Besitz von zwei deutlichen Wurzeln und einer breiten, schneidenden, gezackten Krone sich auffallend von den übrigen kleinen, griffelförmigen Milchzähnen unterscheidet. Weber hegt infolgedessen die feste Überzeugung, daß das Gebiß des *Orycteropus* heterodont ist. Schon der ausgeprägte Gegensatz zwischen den vier hinteren kräftig ausgebildeten permanenten Molaren und den drei vorderen äußerst rudimentären Zähnen (die meist bereits in der Jugend ausfallen), kann nach Webers Meinung keinen Zweifel an der Heterodontie der Orycteropodiden aufkommen lassen.

In letzter Zeit, im Jahre 1904, hat Lönnberg neue wertvolle Angaben über die Zähne des *Orycteropus* veröffentlicht, die ich, weil sie hauptsächlich die Entwicklung der Zähne behandeln und ausführlich klarzustellen suchen, etwas eingehender besprechen muß.

Zunächst ist die auffallend große Zahl von Zähnen, die Lönnberg bei der Untersuchung des Schädels eines erwachsenen *Orycteropus* fand, bemerkenswert; im Oberkiefer befinden sich nämlich auf der einen Seite zehn, auf der andern Seite jedoch vierzehn Zähne, während der Unterkiefer nur fünf, bzw. sechs Zähne aufweist. Die vier letzten Zähne des Oberkiefers entsprechen nach Lönnbergs Ansicht den vier typischen hinteren Backzähnen, die drei diesen vorhergehenden kleineren Zähne sind identisch mit den allgemein sich vorfindenden vorderen Backzähnen. Zu diesen Zähnen gleichsam hinzugefügt sind auf der rechten Seite drei, auf der linken Seite sieben äußerst rudimentäre Zähne. Lönnberg war nun vor die Frage gestellt, ob diese Zähne rudimentäre Glieder des permanenten Gebisses oder Überbleibsel des Milchgebisses seien; aus nachfolgenden Betrachtungen kommt Lönnberg dann zu der Überzeugung, daß die Zähne als Milchzähne anzusprechen sind. Einer der sieben überzähligen Zähne nimmt eine ganz besondere Stellung ein; er liegt an der medialen Seite des viertletzten Backzahns und besitzt eine bedeutende Größe im Verhältnis zu den übrigen überzähligen Zähnen. An einer Seite dieses Zahnes befinden sich zwei Aushöhlungen, die offenbar durch Resorptionsvorgänge entstanden sind und den Zahn infolgedessen mit absoluter Sicherheit als Milchzahn kennzeichnen. Seiner Form und Größe nach ist dieser Zahn identisch mit dem Milchzahn, den Thomas als drittletzten im Milchgebiß des *Orycteropus* beschrieb, nur daß in dem von Lönnberg untersuchten Schädel seine Stellung eine andere ist. Die

übrigen Zähne sind sämtlich bedeutend kleiner; sie haben einen Durchschnitt von 1 mm. Zum Teil haben sie das Zahnfleisch durchbrochen, so daß ihre Spitzen sichtbar sind, zum Teil liegen sie noch im Kiefer verborgen und besitzen eine meist konisch zusammengedrängte Krone, die im Vergleich zu der vollständig ausgebildeten und an ihrer Basis geschlossenen Wurzel sehr klein ist und einen geringeren Durchmesser als jene hat. Durch die Zusammensetzung aus Krone und Wurzel unterscheidet sich solch ein überzähliger Milchzahn wesentlich von einem permanenten Zahn, der von einem bis zum andern Ende sich stets gleichbleibend säulenartig verläuft. Dieser Unterschied kann jedoch allzugroße Bedeutung kaum beanspruchen, da nach Lönnbergs Untersuchungen die permanenten Zähne, bevor sie das Zahnfleisch durchbrechen, ebenfalls eine kurze konische Krone besitzen, die sich aber, sobald die Zähne zum Vorschein kommen, infolge des Kauaktes rasch abschleift. Das auf der Kaufläche alsbald zutage tretende Dentin ist weißer als das Cement, welches von der Wurzelbasis an den ganzen Zahn in Form eines Mantels umgibt und am oberen Rande der Kaufläche über das Dentin ein wenig hervorragt. Von einer Schmelzschicht hat Lönnberg auf den Kronen der permanenten Zähne nicht die geringste Spur entdecken können, doch zweifelt er nicht daran, daß die Kronen der permanenten Zähne ursprünglich einen Schmelzüberzug besessen haben.

Aus seinen Befunden folgert Lönnberg zweierlei:

1. Die Vorfahren des *Orycteropus* haben Zähne von ähnlicher Struktur gehabt wie die übrigen Säugetiere.

2. Die permanenten Zähne des heutigen *Orycteropus* sind allein den Wurzeln der übrigen Säugetierzähne homolog, wenn man von der kleinen rudimentären Krone absieht, welche durch den Kauakt in kurzer Zeit vollständig verschwindet.

Seine zweite Folgerung glaubt Lönnberg ausführlicher begründen zu müssen, weil sie mit den Ansichten sämtlicher Autoren in Widerspruch steht. Lönnberg streift zunächst kurz die Angaben der älteren Autoren, Cuviers, Duvernoys, Owens u. a., die sich alle dahin aussprechen, daß die *Orycteropus*-Zähne keine Wurzeln besitzen und aus vielen Einzelzähnchen, von denen ein jedes sich selbständig entwickelt, zusammengesetzt sind. Dann geht Lönnberg näher auf die schon im vorhergehenden ausgeführten Erklärungen Webers über die Entwicklung der *Orycteropus*-Zähne ein. Weber charakterisiert die Zähne des *Orycteropus* als »wurzellose, säulenförmige Zähne ohne Schmelz, aber mit einem Mantel von Cement«, und vertritt die Ansicht, daß

die Zähne »das aberrante Reduktionsprodukt eines ursprünglich schmelzfaltigen Zahnes« darstellen. Der ursprünglich hochentwickelte mit Schmelz versehene *Orycteropus*-Zahn hätte demnach allmählich seine Schmelzbedeckung verloren und sich alsdann in einzelne Zähnchen zerteilt, die ausschließlich aus Zahnbein bestehen und je eine besondere Pulpa enthalten. Lönnberg bestreitet jedoch entschieden, daß die Entwicklung des *Orycteropus*-Zahnes so, wie Weber annimmt, vor sich gegangen sei. Seiner Überzeugung nach wäre es höchst sonderbar und unwahrscheinlich, daß ein ursprünglich hochentwickelter Zahn die komplizierte Schmelzbedeckung verlieren und dadurch in einer Beziehung bedeutend vereinfacht werden sollte, während in andrer Hinsicht die von dem früher vorhandenen Schmelz angeregte Zerteilung des *Orycteropus*-Zahnes in Einzelzähnchen weiter vor sich gehen und somit einen entschiedenen Fortschritt in der Entwicklung bedeuten würde. Man wäre dann gezwungen, anzunehmen, daß die Vorfahren des *Orycteropus* hochentwickelte, mit Schmelz bedeckte Zähne besaßen, die zu ihrer vielleicht aus Pflanzen bestehenden Nahrung notwendig waren; daß sie darauf zu einer Nahrung übergingen, welche die komplizierten Zähne unnötig machte und dieselben daher verkümmern ließ; daß sie aber schließlich wieder zu einer Ernährungsweise gelangten, welche die bedeutend vereinfachten Zähne zu den eigentümlich zusammengesetzten, jetzigen Zähnen umbildete.

Nach Lönnbergs Ansicht erscheint es jedoch viel glaubwürdiger, von der Voraussetzung auszugehen, daß die Vorfahren des *Orycteropus* ursprünglich ziemlich einfache Zähne nach dem allgemeinen Typus der Säugetierzähne besaßen. Nimmt man nun an, daß die Tiere dazu übergegangen sind, sich ausschließlich von Insekten, die unzerkaut verschluckt werden konnten, zu ernähren, so hatte das typische Säugetiergebiß seinen Wert vollständig verloren; die vorderen Zähne wurden allmählich rudimentär und verschwanden schließlich gänzlich, um dem Gebrauch der sich wurmförmig verlängernden Zunge nicht hinderlich zu sein; die übrigen Zähne verkümmerten nach und nach sämtlich in der Art, daß sie die Schmelzbedeckung verloren und bloß noch kurze Zapfen darstellten. In Gestalt und Größe würden sie den kleinen vorderen rudimentären Zähnen des heutigen *Orycteropus* geglichen haben. Der vollständige Schwund der Schneide- und Eckzähne und die Verkümmerung der Molaren infolge mangelnden Gebrauches wäre hierdurch zur Genüge klargestellt. Zur Erklärung der erneuten Entwicklung der verkümmerten Molaren zu den eigenartig aufgebauten Molaren des heutigen *Orycteropus* bedarf es nach Lönnbergs Meinung nur der

Annahme, daß die Orycteropodiden nach und nach dazu übergingen, sich ausschließlich von Termiten zu ernähren. Wahrscheinlich hatte sich alsdann die Notwendigkeit eingestellt, die Termiten vorher zu zermalmen und zu töten, weil sonst die mit besonders kräftigen Mandibeln ausgerüsteten Soldaten die inneren Organe der Tiere verletzt hätten, falls sie lebend verschluckt worden wären.

Dadurch, daß die rudimentär gewordenen Zähne jetzt wieder zum Zermalmen benutzt wurden, mußten sie zu neuem Wachstum angeregt werden. Da aber die Kronen der Zähne bereits völlig rudimentär geworden waren und ihre Schmelzbedeckung gänzlich verloren hatten, waren sie nicht mehr zu einer erneuten Entwicklung fähig. Dagegen waren die Wurzeln der Zähne nicht in demselben Maße verkümmert und noch mit lebenden Pulpen versehen. Noch ehe bei den jungen Tieren die Wurzeln endgültig ausgebildet waren, wurden sie durch den beim Zermalmen ausgeübten Druck angereizt, an ihrem tiefsten Ende mehr Material — nämlich Dentin und Cement — als sonst hervorzubringen. Die Dauer des Wachstums der Zähne wurde beständig größer, die Zähne selbst verlängerten sich mehr und mehr, bis sie sich endlich zu den das ganze Leben hindurch wachsenden Zähnen des heutigen *Orycteropus* entwickelten.

Die Lage der Zahnpulpa war, solange der Zahn ein beschränktes Wachstum und geschlossene Wurzeln hatte, ungefähr central wie bei andern Säugetierzähnen von normaler Struktur. Sobald jedoch der Zahn zu neuem Wachstum angeregt wurde, sandte die Pulpa kurze, sich unregelmäßig verzweigende Ausläufer aus, die in dem Maße, als der Zahn an Wachstum mehr und mehr zunahm und säulenartiger wurde, sich hauptsächlich der Länge nach erstreckten. Gleichzeitig mit Beginn des fortdauernden Wachstums des Zahnes öffneten sich die bis dahin geschlossenen Wurzeln, und die Pulpa wurde aus ihrer centralen Lage immer mehr nach der Basis zu gedrängt.

Aus Lönnbergs Annahmen wäre also zu schließen, daß der *Orycteropus*-Zahn nicht aus Einzelzähnen oder ursprünglichen Elementen andrer Art sich zusammengesetzt hat, sondern daß seine Entwicklung von dem Typus eines einfachen, allgemeinen Säugetierzahnes ausgegangen ist. Erst sekundär durch die Teilung der Pulpa in einzelne Pulpafortsätze und das allmähliche Auswachsen dieser Fortsätze parallel zur Längsachse des Zahnes ist die eigentümliche Zergliederung des Zahnes in scheinbar einzelne Zähnchen erfolgt.

Ein Longitudinalschnitt durch eines der kleinsten überzähligen rudimentären Zähnchen, die durch ihre geschlossenen und ringsum

von Cement umgebenen Wurzeln mit den Zähnen des *Orycteropus* im Stadium der damaligen wieder einsetzenden Entwicklung die meiste Ähnlichkeit haben, zeigt eine große central gelegene Pulpa, die von der ganzen Mitte der Wurzel Besitz ergreift und sich noch in die kleine Krone hinein erstreckt.

Auf einem Längsschnitt durch einen etwas größeren der überzähligen Zähne gewahrt man am Wurzelende eine breite Aushöhlung, welche von der Pulpa gänzlich eingenommen wird. Von der Pulpa aus dringen jedoch bereits feine Ausläufer durch größere oder kleinere Kanäle in das Dentin ein, verzweigen sich vielfach und nehmen bald einen mehr oder weniger gestreckten Verlauf an.

Bei den permanenten charakteristischen *Orycteropus*-Zähnen ist die Pulpa gänzlich verdrängt worden; man findet keine gemeinsame Pulpahöhlung mehr, doch stellt die der Alveole aufliegende basale Fläche der Zähne keine gerade Ebene dar, sondern erscheint gewölbt oder sogar ausgehöhlt. Die in dem vorigen Schnitt noch unregelmäßig sich erstreckenden Pulpakanäle verlaufen bei den permanent wachsenden Zähnen parallel, je einer in der Mitte eines Prisma. In jedem Pulpakanal befindet sich als Endprodukt der verdrängten Zahnpulpa ein Pulpafortsatz.

Die meist hexagonale oder auch pentagonale Gestalt der Prismen findet nach Lönnbergs Ansicht ihre Erklärung in dem gegenseitigen Druck, den die einzelnen Pulpafortsätze während ihres Längenwachstums aufeinander ausübten, solange das sich um einen jeden Pulpafortsatz bildende Dentin noch imstande war, den Druck auf sich einwirken zu lassen.

Auf Grund seiner umfangreichen Untersuchungen glaubt Lönnberg den Beweis erbracht zu haben, daß die Zähne des heutigen *Orycteropus* den Wurzeln der einstmaligen *Orycteropus*-Zähne, mithin also auch den Wurzeln der normalen Säugetierzähne homolog sind.

Eine beweiskräftige Stütze seiner Auffassung erblickt Lönnberg in der Entdeckung Thomas', daß der letzte Milchzahn zwei deutlich unterscheidbare Wurzeln besitzt; ferner in der merkwürdigen, allgemein bekannten Tatsache, daß die größten der permanenten Molaren an jeder Seite eine tief einschneidende Rinne besitzen, die den Zusammenschluß der beiden die Funktion des Zahnes an Stelle der verschwundenen Krone übernehmenden Wurzeln noch andeutet.

Außer Lönnberg war neuerdings auch Broom (1907) in der Lage, bei der Untersuchung des Schädels eines neugeborenen *Orycteropus* eine überaus große und dazu regelmäßige Anzahl von Zähnen zu finden.

Besonders wertvoll ist Brooms Untersuchung jedoch insofern, als er im Ober- und Unterkiefer des *Orycteropus*-Schädels eine vollständige Reihe von Milchzähnen auffand.

Im Oberkiefer besteht das Milchgebiß auf jeder Seite aus drei sehr kleinen, aber verkalkten Incisiven, einem Caninus und sechs Praemolaren. Nach Brooms Ansicht durchbrechen von den Praemolaren allerdings nur die letzten fünf das Zahnfleisch, und allein der vierte und sechste Praemolar sind genügend weit entwickelt, um eine geringe Zeit funktionieren zu können. Die Keime der zur zweiten Dentition gehörigen Zähne konnte Broom unter dem dritten, vierten, fünften und sechsten, vielleicht auch unter dem zweiten Milchpraemolar beobachten. Hinter dem letzten Milchpraemolar stehen bereits vier Molaren des permanenten Gebisses.

Im Unterkiefer befinden sich ebenfalls auf jeder Seite drei Incisiven, ein Caninus und sechs Praemolaren des Milchgebisses. Hier sind die Praemolaren etwas weiter als im Oberkiefer entwickelt, so daß die letzten fünf, wie Broom glaubt, eine Zeitlang funktionsfähig sind. Unter den Milchpraemolaren sind die Keime der nachfolgenden Zähne gleicherweise wie im Oberkiefer sichtbar. Hinter dem letzten Milchpraemolar befinden sich noch fünf permanente Molaren.

Das Milchgebiß des *Orycteropus* würde demnach in jeder Kieferhälfte zehn Zähne (drei Incisiven, einen Caninus und sechs Praemolaren) enthalten, während das permanente Gebiß fünf Praemolaren und fünf Molaren besäße. Broom betont ausdrücklich, daß diese Art der Bezahnung von der Zahnformel der weitaus meisten lebenden Säugetiere erheblich abweiche; wenn man jedoch berücksichtige, daß die Ahnen des *Orycteropus* zweifelsohne funktionierende Schneide- und Eckzähne besessen haben, dann würde die Zahnformel nicht sehr verschieden von derjenigen sein, die bei vielen mesozoischen Säugern gefunden wurde.

Am Schluß seiner 1907 erschienenen Mitteilung verspricht Broom eine eingehende mikroskopische Untersuchung über die Entwicklung der *Orycteropus*-Zähne anzustellen, deren Resultate er jedoch bis heute noch nicht veröffentlicht hat.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, den mir zur Verfügung stehenden Schädel eines erwachsenen *Orycteropus* des hiesigen anatomischen Instituts auf Zahl und Form der Zähne hin kurz zu beschreiben.

Der Oberkiefer enthält in seinem gutturalen Teil auf jeder Seite sechs Zähne; in einiger Entfernung von dem vordersten Zahn bemerkt man eine äußerst kleine Alveole, die einen siebenten Zahn beherbergt

haben kann. Der Unterkiefer trägt jederseits fünf Zähne; auch hier ist, von dem vordersten Zahn ein wenig abgerückt, eine kleine Alveole für einen ausgefallenen sechsten Zahn sichtbar. In dem vorderen, keine Zähne enthaltenden Teil der Kiefer gewahrt man kleine längliche Einschnitte, die zweifellos die letzten Andeutungen der Alveolen der vorderen rudimentären, früh ausgefallenen Zähne darstellen.

Die *Orycteropus*-Zähne besitzen eine cylindrische Gestalt, die sich von der Kaufläche aus in unveränderter Weise senkrecht bis zur unteren, dem Boden der Alveole aufliegenden Fläche erstreckt. Eine Differenzierung der Zähne in Krone und Wurzel ist nicht im geringsten angedeutet, weshalb die früheren Beobachter sie als wurzellose Zähne ansprachen, während neuerdings Lönnberg nachwies, daß sie mit größerem Rechte als kronenlose Zähne zu bezeichnen sind, wie ich im vorhergehenden ausgeführt habe. Am reinsten tritt die Cylinderform in beiden Kiefern bei dem letzten Zahn auf, der nur auf der buccalen Seite eine sanfte, senkrecht verlaufende Rinne zeigt. Die beiden vorhergehenden Zähne haben einen bedeutend größeren Umfang; buccal- und lingualwärts besitzen sie je eine tiefe senkrechte Rinne, durch welche ihre Zusammensetzung aus zwei Cylindern vorgetäuscht wird und ihre Kaufläche ein biskuitförmiges Aussehen erhält. Der viertletzte Zahn ist wesentlich kleiner; im Oberkiefer hat er die cylindrische Gestalt noch beibehalten, während er im Unterkiefer seitlich stark komprimiert ist. Die übrigen vorderen Zähne sind so sehr rudimentär, daß sie bloß als kleine Stifte erscheinen.

Besonders merkwürdig ist die Artikulation der Zähne, welche bewirkt, daß die Kaufläche eines jeden Zahnes eine medialwärts und eine distalwärts gerichtete Neigung erhält. Die Zähne artikulieren nämlich in der Weise, daß der erste untere Zahn in die Lücke der beiden vordersten oberen Zähne greift, und so bei dem ersten oberen Zahn eine größere distalwärts, bei dem zweiten oberen Zahn eine größere medialwärts gerichtete Kaufläche erzeugt, während er selbst zwei gleichgroße Kauflächen-Abschnitte besitzt. Der zweite untere Zahn artikuliert vermittelst seiner hauptsächlich distalwärts geneigten Kaufläche mit der medialen Kaufläche des dritten oberen Zahnes. Doch zeigen sich an der medialen Seite des zweiten unteren und an der distalen Seite des zweiten oberen Zahnes ebenfalls kleine abgeschliffene Stellen, die in geringem Maße zur Artikulation gleichfalls beitragen. Die Kauflächen der hinteren wohl ausgebildeten Molaren sind im Unterkiefer zum weitaus größten Teile distalwärts, im Oberkiefer dementsprechend medialwärts geneigt; an den entgegengesetzten Seiten

befinden sich auch minimale Abflachungen, deren Artikulation jedoch nicht von Bedeutung ist. Durch die doppelseitige Abnutzung der Zähne entsteht auf jeder Kaufläche eine von außen nach innen verlaufende hohe Kante, von der aus sich die Kaufläche nach der medialen und distalen Seite hin abflacht.

Abgesehen von den oben zitierten, speziell über die Zähne des *Orycteropus* angestellten Untersuchungen existieren noch einige bemerkenswerte Arbeiten über die Zahnentwicklung verwandter Edentaten, die mit dem Thema dieser Arbeit in naher Beziehung stehen und an dieser Stelle insofern erwähnenswert sind, als sie hauptsächlich über das Auftreten und die Entwicklungsstadien des Schmelzorgans bei den schmelzlosen Edentatenzähnen wertvolle Aufschlüsse liefern.

Im folgenden möchte ich daher noch die Mitteilungen von Tomes', Pouchet und Chabry, Leche, Kükenthal und Spurgin, besonders aber die Abhandlungen von Ballowitz und Röse besprechen.

Tomes war der erste, der 1874 die Zahnanlagen bei *Dasypus novemcinctus* (*Tatusia peba*) an zwei Embryonen, einem jungen und einem relativ alten, mikroskopisch untersuchte. Dabei machte er die überraschende Entdeckung, daß die völlig schmelzlosen Zähne in ihren ersten Entwicklungsstadien dennoch ein typisches Schmelzorgan aufweisen. Während bei dem jungen Embryo das Schmelzorgan einen äußerst geringen Entwicklungszustand zeigt und von einem Schmelzorgan der schmelzführenden Säugetierzähne in gleichem Entwicklungsstadium nicht zu unterscheiden ist, besteht nach Tomes' Angaben bei dem älteren Embryo das Schmelzorgan aus zwei Lagen, dem inneren und dem direkt aufliegenden äußeren Schmelzepithel, welche an der Basis der Papille unmittelbar ineinander umbiegen. Eine Schmelzpulpa oder eine Sternzellenschicht ist auch nicht in der geringsten Andeutung vorhanden. Ebensowenig ist die geringste Spur einer Schmelzablagerung zu finden, selbst in den Stadien nicht, wo bereits eine von den Odontoblasten erzeugte dünne Dentinschicht vorhanden ist.

Tomes betrachtet das Schmelzorgan daher als rudimentäres Gebilde und stellt fest, daß es zwar in allen Zahnanlagen anwesend ist, aber zu keiner Zeit Schmelz produziert. Außerdem beschreibt Tomes in unmittelbarer Nähe einer primären Zahnanlage einen sekundären Schmelzkeim, den er für die Anlage eines nachfolgenden, zur zweiten Dentition gehörenden Zahnes hält. Aus diesem Befunde glaubt Tomes folgern zu können, daß *Dasypus novemcinctus* unter die Diphyodonten einzureihen ist.

Pouchet und Chabry haben außer den spärlichen Mitteilungen

über die Zahnentwicklung des *Orycteropus* ausführlichere Angaben über die Zahnentwicklung von *Bradypus tridactylus* gemacht.

Sie untersuchten Feten von 12,17 und 23 cm Länge. Bei den jüngeren Feten überzieht das Schmelzorgan die Oberfläche und die Seiten der Papille bis zu ihrer Basis und endet dort mit einem verdickten Rande. An den basalen Enden des Schmelzorgans lassen sich deutlich drei Schichten wahrnehmen: das aus typischen Cylinderzellen bestehende innere Schmelzepithel, das »stratum intermedium«, welches aus kleinen, kubischen, dicht aneinander liegenden Zellen gebildet ist, und das weniger deutlich cylindrische äußere Schmelzepithel. Auf der Spitze und an den Seiten hat sich das Schmelzorgan bereits zurückgebildet, so daß es unmöglich ist, dort die drei Zellschichten zu unterscheiden.

Bei dem älteren, 23 cm langen Fetus, dessen Zähne das Zahnfleisch bereits durchbrochen haben, zeigt die mikroskopische Untersuchung ein wesentlich anderes Bild. Die Zähne bestehen der Hauptsache nach aus typischem Dentin; im Inneren eines jeden Zahnes befindet sich sogenanntes Vasodentin, und unter diesem die Zahnpulpa. Seitlich wird der Zahn von einer dünnen Cementschicht bekleidet, die jedoch das tiefste Ende der Wurzelbasis frei läßt. An dieser Stelle tritt ein mit dem umgebenden Gewebe in lockerem Zusammenhang stehendes Epithelband (collier épithelial) in Gestalt eines Ringes auf, welches nach unten die Pulpapapille umgibt und nach oben als dünne Membran sich fortsetzend die äußere Fläche des Cementmantels überzieht. Pouchet und Chabry hegen die richtige Überzeugung, daß dieser epitheliale Ring den letzten Rest des Schmelzorgans darstellt; über die Bedeutung seines späten Vorkommens in diesem alten Stadium geben sie jedoch keine Aufklärung.

Schließlich untersuchten Pouchet und Chabry noch einen 15 cm langen Embryo von *Tatou noir*, allerdings mit dem negativen Resultate, daß sie weder Zahnleiste noch Schmelzorgan fanden.

Auch Leche verdanken wir einige wenn auch nur kurze Mitteilungen über die Zahnentwicklung der Dasypodiden und Bradypodiden.

Von *Tatusia peba* untersuchte Leche drei Embryonen. Bei dem jüngsten Embryo, der eine Körperlänge von 46 mm besitzt, haben die Schmelzkeime ohne Differenzierung ihrer Zellen das kappenförmige Stadium erreicht; ein Zusammenhang der Schmelzleiste mit dem Epithel der Mundschleimhaut ist an keiner Stelle wahrnehmbar. Bei dem nächst älteren Embryo von 48 mm Körperlänge

besitzen die Schmelzkeime bereits die Glockenform und weisen eine vollkommen ausgebildete Schmelzpulpa auf, die von Tomes, Pouchet und Chabry bei *Tatusia peba* nicht angetroffen wurde. Eine zusammenhängende Zahnleiste ist nicht mehr vorhanden; nur kleine Abschnitte haben sich neben den Schmelzorganen erhalten. Schon in diesem Entwicklungsstadium konnte Leche die Heterodontie des Gebisses von *Tatusia* nachweisen, da die erste und achte Milchzahnanlage einfach kegelförmig sind, während die übrigen Milchzahnanlagen einen medialen höheren und einen lateralen niedrigeren Höcker besitzen. In den Zahnanlagen des ältesten, 78 mm langen Embryo ist bereits eine dicke Dentinschicht zur Abscheidung gelangt und das Schmelzorgan derart reduziert, daß nur noch das innere Schmelzepithel wahrnehmbar ist. Die am tiefsten Ende der Schmelzleiste neben den Zahnanlagen vorhandenen Verdickungen deuten bereits die knospenförmigen Schmelzorgane der zweiten Dentition an; die Zugehörigkeit der Dasypodiden zu den Diphyodonten ist hierdurch klar erwiesen.

Außerdem untersuchte Leche zwei 43 und 96 mm lange Embryonen von *Bradypus tridactylus*. In beiden Fällen fand er anstatt einer ausgebildeten Zahnleiste nur ein »winziges Epithelband«, obwohl bei dem jüngsten Embryo noch keine Dentinabsonderung vorhanden war. »Der ganze Schmelzkeim«, schreibt Leche, »macht im Verhältnis zum Zahnbeinkeim den Eindruck des Reduziertseins und entbehrt der Schmelzpulpa«.

Bei Embryonen von *Myrmecophaga tridactylus* und *Manis tricuspis* konnte Leche nicht die geringste Spur einer Zahnleiste oder Zahnanlage entdecken, im Gegensatz zu Röse, der bei *Manis* eine Zahnleiste und ein knospenförmiges Schmelzorgan beschreibt.

Kükenthal teilt in seinem Vortrag: »Über den Ursprung und die Entwicklung der Säugetierzähne« in Kürze mit, daß er bei Embryonen von *Dasypus villosus* die Anlagen der beiden Dentitionen in gleicher Weise wie bei Embryonen von *Dasypus novemcinctus* gefunden hat. »Ob es in der Tat«, schließt Kükenthal seine Mitteilungen, »bei *Dasypus villosus* zu einem Zahnwechsel kommt oder nicht, ist für unsre Betrachtung gleichgültig; die Hauptsache ist, daß beide Dentitionen sich anlegen. Es erscheint mir nicht zweifelhaft, daß auch noch bei andern Gürteltieren beide Dentitionen sich nachweisen lassen werden; schon jetzt können wir aber behaupten, daß sich innerhalb der Edentatenordnung die beiden Dentitionen in typischer Weise anlegen«.

Unsre Kenntnisse über die Zahnentwicklung bei den Edentaten

wären äußerst lückenhaft, wenn wir nur die im vorhergehenden angeführten spärlichen und zum größten Teil unvollkommenen Ergebnisse mikroskopischer Untersuchungen besäßen, wenn wir auch aus denselben entnehmen können, daß die schmelzlosen Zähne der Edentaten ein Schmelzorgan besitzen, das, unvollkommen entwickelt, ein rudimentäres Gebilde darstellt und schon früh völlig zugrunde geht, ohne jemals die geringste Spur von Schmelz zu produzieren

Ballowitz war der erste, der bei seinen im Jahre 1892 publizierten Untersuchungen über die Entwicklung des Schmelzorgans der Zähne von *Dasypus*, welche früher als die oben zitierten Mitteilungen von Leche erschienen, die wesentliche Bedeutung des Schmelzorgans bei den Edentaten erkannte und nach Befunden an Serienschnitten einer ausführlichen Beschreibung würdigte.

Die bezüglichen Präparate wurden von Ballowitz bereits am 7. Mai 1892 gelegentlich eines im Greifswalder medizinischen Verein gehaltenen Vortrages über die Bedeutung des Schmelzorgans demonstriert.

Auf Grund seiner Untersuchungen stellte Ballowitz einwandfrei fest: »daß der Epithelüberzug der Zahnanlagen bei den Edentaten ein echtes Schmelzorgan ist, welches alle charakteristischen Eigentümlichkeiten aufweist, die das Schmelzorgan der schmelzführenden Wurzelzähne der übrigen Säugetiere kennzeichnet, nur mit dem einzigen, aber wesentlichen Unterschiede, daß dasselbe zu keiner Zeit Schmelz produziert«. Ferner wies Ballowitz bei der Untersuchung älterer Tiere nach: »daß das Schmelzorgan bei den Edentaten kein lediglich embryonales Gebilde ist, vielmehr erhält sich von demselben ein ganz bestimmter Abschnitt funktionierend und bleibt zeitlebens bei diesen permanent wachsenden schmelzlosen Zähnen an der für das Wachstum der Zahnsubstanz wichtigsten Stelle liegen, eine Tatsache, welche für die Erkenntnis der funktionierenden Aufgabe des Schmelzorgans von größter Bedeutung sein dürfte«.

Ballowitz verwandte zur Untersuchung verschieden alte Embryonen von *Dasypus peba* Desm. und *Dasypus setosus* Wied. von 6 und 8 cm Länge. Bei den Zahnanlagen des jüngeren Embryo konnte Ballowitz sämtliche Schichten eines typischen Schmelzorgans, wenn auch in unvollkommener Ausbildung, wahrnehmen. Das innere Schmelzepithel besteht hier aus einer einschichtigen Lage charakteristischer, allerdings nicht besonders hoher Cylinderzellen. Darüber befindet sich ein vollkommen entwickeltes Stratum intermedium, das sich aus 4 bis 6 Lagen dicht benachbarter, undeutlich abgrenzbarer Zellen zu-

sammensetzt. Die höchste Lage der intermediären Schicht geht in das Gewebe der Schmelzpulpa über, welche ausgesprochen sternförmige Zellen mit langen, verästelten Ausläufern aufweist. Das die Schmelzpulpa begrenzende äußere Schmelzepithel besteht aus einer einschichtigen Lage kubischer oder auch abgeplatteter Zellen, die sich allerdings infolge der bereits eingesetzten Bindegewebseinwucherungen auf der Oberfläche nicht mehr genau erkennen läßt. An den Seitenteilen des Schmelzorgans läßt sich dagegen das äußere Schmelzepithel deutlich als einschichtige Lage verfolgen, bis es am untersten Rande in das innere Schmelzepithel übergeht.

Wesentlich andre Verhältnisse des Schmelzorgans fand Ballowitz bei den Zahnanlagen des älteren Embryo vor, in denen schon eine dünne Lage Dentin sich abgelagert hatte. In diesem Stadium ist das Schmelzorgan bereits in Rückbildung begriffen; das Gewebe der Schmelzpulpa ist fast vollständig verschwunden, nur in dem untersten Teil der seitlichen Abschnitte des Schmelzorgans hat sich die Schmelzpulpa noch in geringer Ausdehnung erhalten. Vom äußeren Schmelzepithel sind nur noch unzusammenhängende Reste wahrnehmbar. Die Zellen des inneren Schmelzepithels besitzen in den Seitenteilen des Schmelzorgans noch ihre typische cylindrische Gestalt; in der oberflächlichen Lage werden sie dagegen niedriger und breiter und in ihren Konturen undeutlicher. In ähnlicher Weise hat die Atrophie der Zellen der intermediären Schicht eingesetzt; die Zahl ihrer Zellschichten ist bereits auf zwei bis drei zurückgegangen. Im Gegensatz zu diesen gewaltigen Reduktionserscheinungen ist auffallenderweise der freie untere, der Papillenoberfläche zugewandte Rand der inneren Schmelzzellen stets scharf begrenzt und hebt sich von dem verkalkten Dentin in Form einer scharf gezogenen Linie ab. Ballowitz bedauert bei diesem Stadium nicht entscheiden zu können, ob diese Linie mit der Bildung einer Nasmythschen Membran in irgendeinem Zusammenhang steht, oder ob bei den Zahnanlagen von *Dasypus* eine solche Membran überhaupt vorkommt. An genau durch die Mitte der Zahnanlagen geführten Frontalschnitten entdeckte Ballowitz stets einen Epithelzapfen, der mit der medialen Fläche des Seitenteils des Schmelzorgans in Verbindung steht. Wie Tomes, deutet auch Ballowitz diesen Epithelzapfen als »sekundären Schmelzkeim« und fügt hinzu: »man darf wohl die Beobachtung verallgemeinern und alle Gürteltiere den Diphyodonten zurechnen«.

Aus Ballowitz' Untersuchungen geht somit schon klar hervor, daß die Dasypodiden im embryonalen Leben ein vollständiges Schmelz-

organ mit allen Eigentümlichkeiten anlegen, welches jedoch bald verkümmert, ohne eine Spur von Schmelz abgesondert zu haben. Die Annahme der früheren Autoren: daß das Vorhandensein einer Schmelzpulpa und einer intermediären Schicht auf die Schmelzbildung bestimmend einwirke, ist hierdurch unhaltbar geworden.

Um die wahre Bedeutung und die tatsächliche Funktion des Schmelzorgans zu ermitteln, stellte Ballowitz weitere Untersuchungen an, weil nach seiner Überzeugung das Vorhandensein eines charakteristischen Schmelzorgans bei den Edentatenzähnen völlig problematisch wäre, wenn die Schmelzbildung seine einzige Aufgabe sein sollte.

Bereits von Brunn stellte fest, daß nur ein bestimmter Abschnitt des Schmelzorgans Schmelz produziert, daß dagegen der untere Rand des Schmelzorgans (den von Brunn als »Keimrand« bezeichnet) in die Tiefe wuchert und mit der Dentinbildung in engem Zusammenhang steht. Über die Funktion des nur aus zwei Schichten (dem inneren und dem diesem direkt aufliegenden äußeren Epithel) bestehenden Keimrandes teilt von Brunn folgendes mit: »Sein Vorhandensein ist offenbar notwendig dazu, daß sich an der rechten Stelle — seiner inneren Fläche — die Odontoblasten anlagern, es bildet die Matrix für die spätere, erst durch die Odontoblasten zu schaffende Dentinmasse. Haben sich die Odontoblasten in der richtigen Lage aneinander gelegt, haben sie die erste dünne Elfenbeinschicht gebildet, ist auf solche Weise die Form des neuen Zahnteils gesichert, so ist die Rolle des Schmelzepithels für dieses Zahnstück ausgespielt. Jetzt kann die Beseitigung des letzteren beginnen und das dazu dienende Bindegewebe die Form zerstören«. Während der Keimrand bei Zähnen mit beschränktem Wachstum durch Bindegewebseinwucherungen zugrunde geht, bleibt er dagegen nach von Brunns Beobachtungen bei den permanent wachsenden Zähnen der Nagetiere während des ganzen Lebens erhalten.

Die naheliegende Vermutung, daß bei den ständig wachsenden Zähnen der Dasypodiden dieselben Verhältnisse wie bei den Nagetierzähnen vorliegen, erhob Ballowitz zur Gewißheit.

Zur Untersuchung dienten ihm frontale Durchschnitte durch im Unterkiefer steckende Zähne erwachsener Exemplare von *Dasypus peba* Desm. und *Dasypus septemcinctus* Schreber. Schon bei schwacher Vergrößerung gewahrte Ballowitz einen unterhalb und nach innen von dem unteren Dentinrande gelegenen, intensiv gefärbten Zellstreifen, welcher in einer kleinen Biegung, sonst aber in horizontaler Richtung die Basis der Papille von jeder Seite einscheidet. Bei starker Vergrößerung konnte Ballowitz den Zellstreifen als den

von Brunnschen Keimrand und seinen epithelialen Charakter deutlich erkennen. Ballowitz entdeckte, daß sich der Keimrand aus einer oberen inneren und einer unteren äußeren Lage hoher, schmaler, unregelmäßig gestalteter Zellen zusammensetzt, und daß zwischen beiden Lagen nur einige wenige, undeutlich geformte Elemente sich befinden. Die Außenfläche der Epithelzellen grenzt sich scharf gegen die Umgebung ab. Von hervorragender Bedeutung für die Funktion des Keimrandes ist das Verhalten und die verschiedenartige Gestaltung der die Innenfläche des Keimrandes begrenzenden äußeren Pulpazellen, worauf Ballowitz ausdrücklich aufmerksam macht. In der Nähe des abgerundeten, am weitesten in die Papille einschneidenden Randes zeigen die oberflächlichen Pulpazellen noch keine Veränderungen. Je mehr sie jedoch nach außen zum äußersten Rand des unverkalkten Dentins rücken, desto deutlicher nehmen sie bereits die Gestalt und Anordnung von Odontoblasten an. Unmittelbar unter dem unverkalkten Dentin haben die äußersten Pulpazellen sich schon zu charakteristischen Odontoblasten umgebildet. An dieser Stelle erscheinen sie besonders zahlreich und dicht gedrängt. Die Bildungsstätte der Odontoblasten liegt demnach unmittelbar über der oberen inneren Epithellage des Keimrandes, aber nicht an seinem abgerundeten, am meisten in die Basis der Papille hineinragenden Rand, sondern erst in einiger Entfernung von demselben. Mit der zunehmenden Verkalkung des Dentins rücken dann die Odontoblasten allmählich bis zur Spitze der Pulpapapille vor, bis sie in gleichem Schritt mit der Abnutzung des Dentins zugrunde gehen. Außerdem hat Ballowitz das Vorhandensein des persistierenden unteren Keimrandes an der Basis eines Kauzahnes von einem erwachsenen *Choloepus didactylus* Illig. unzweifelhaft nachgewiesen. Sowohl die Lage, als auch die Zusammensetzung des Keimrandes ist nach den Untersuchungen von Ballowitz bei *Choelopus* genau dieselbe wie bei *Dasypus*.

Die Ergebnisse seiner Untersuchungen zusammenfassend, schließt Ballowitz mit folgenden Worten:

»Nach allem liegt klar zutage, daß die einzige Funktion des so vollständig entwickelten Schmelzorgans bei den Edentaten die formbildende und das Wachstum des Zahnes regulierende ist. Auch hier erfolgt die Bildung der Odontoblasten stets an der Innenfläche des Organes, gewissermaßen auf den Reiz der Epithelwucherung hin. Während der obere Teil des Schmelzorgans, sobald diese seine Aufgabe erfüllt ist und die ersten Dentinlagen abgesondert sind, sehr frühzeitig zugrunde geht, erhält sich der untere Teil desselben zeitlebens

an der Basis der Pulpapapille, weil von hier aus der Zahn während des ganzen Lebens nachwächst, — gewiß ein schlagender Beweis dafür, daß die wesentliche Substanz des Zahnes, das Dentin, nur unter Vermittlung des Schmelzorganes gebildet werden kann. Diese Aufgabe des Schmelzorgans muß daher als seine wichtigste und primäre aufgefaßt werden, die Schmelzbildung kommt erst in zweiter Linie in Betracht«.

Unabhängig von Ballowitz nahm auch Röse mikroskopische Untersuchungen über die Zahnentwicklung der Edentaten vor und veröffentlichte deren Resultate gleichfalls im Jahre 1892; er zerlegte die Unterkiefer eines 7 cm langen Embryo von *Dasypus novemcinctus* und eines 6 cm langen Embryo von *Dasypus hybridus* in Serienschnitte. Die Mitteilung von Röse erschien etwas später als diejenigen von Ballowitz.

Bei der Untersuchung der Zahnanlagen von *Dasypus novemcinctus* machte Röse die Beobachtung, daß die Zahnleiste nur auf wenigen Schnitten mit dem Kieferepithel, und zwar ganz vorn, in Verbindung steht, sich dann von diesem abschnürt und ohne jeden Zusammenhang bandartig frei im Mesoderm an der Innenseite von sämtlichen Zahnanlagen verläuft. Eine siebartige Durchlöcherung der Zahnleiste, wie sie beim Menschen, bei Walen und Krokodilen vorkommt, fand Röse bei den Zahnanlagen von *Dasypus novemcinctus* nicht. Nach seiner Ansicht bestehen hier die Reduktionserscheinungen ausschließlich in der frühzeitigen Abschnürung der Zahnleiste vom Mundhöhlenepithel. In ziemlicher Nähe der Kieferspitze läßt die Zahnleiste zwei äußerst rudimentäre Zahnanlagen entstehen, bei denen nicht die geringste Differenzierung zu erkennen ist. Mit der nächsten dritten Zahnanlage (welche den ersten der später funktionierenden Zähne entstehen läßt) hängt die Zahnleiste noch völlig zusammen. Die Stelle der späteren Abschnürung der Zahnanlage ist nur schwach angedeutet. Bei den sechs folgenden bedeutend weiter entwickelten Zahnanlagen hat sich die Zahnleiste in Form der Zahnersatzleiste fast völlig abgeschnürt, nur an einer Stelle ist sie mit dem äußeren Schmelzepithel noch verbunden. Im Gegensatz zu Tomes fand Röse niemals einen Zusammenhang der Zahnersatzleiste mit dem Kieferepithel, sondern konnte bei allen Zahnanlagen ihren Ursprung vom äußeren Schmelzepithel nachweisen. Als »freie kolbig verdickte Platte« erstreckt sich die Zahnleiste noch über die Anlage des letzten Molaren hinaus und kann nach Röses Ansicht möglicherweise später einen achten Molaren entstehen lassen.

Das Schmelzorgan selbst ist nach Röses Untersuchungen aus äußerem und innerem Epithel und einer wohl ausgebildeten Sternzellenschicht (Schmelzpulpa) zusammengesetzt; ein Stratum intermedium fand dagegen Röse in seinen Präparaten nicht vor. Das Mesodermgewebe durchbricht sehr früh die Lage der äußeren Schmelzepithelzellen und bringt nach und nach das Gewebe der Schmelzpulpa zum gänzlichen Schwund. Die Zellen des inneren Schmelzepithels produzieren zu keiner Zeit Schmelz, lassen jedoch eine dünne strukturlose Membran zur Abscheidung gelangen, die dem Schmelzoberhäutchen der normalen Säugetierzähne homolog ist. Der in jüngeren Stadien vorhandenen, bei älteren Feten völlig verschwundenen Schmelzpulpa mißt Röse eine große Bedeutung bei. »Wir ersehen daraus«, schreibt er, »daß die Vorfahren der Edentaten typische Schmelzzähne besessen haben müssen, da wir bisher nur bei solchen Vertebraten eine Schmelzpulpa finden, welche Schmelz in direkter Lage dem Zahnbeine aufgelagert haben, so bei den meisten Säugern und unter den Reptilien besonders bei Krokodilen«.

Den von Ballowitz ausführlich geschilderten und seiner großen Bedeutung gewürdigten »Keimrand« scheint Röse nicht gesehen zu haben, wenn er auch erwähnt, »daß die Hauptfunktion des Schmelzorgans darin besteht, die Matrize abzugeben für die Ablagerung des Zahnbeins«; auch hat Röse Zähne erwachsener Gürteltiere nicht untersucht.

Bei den Zahnanlagen von *Dasypus hybridus* fand Röse ungefähr dieselben Entwicklungszustände vor. Im allgemeinen hatte die Entwicklung der Zahnanlagen hier etwas mehr Fortschritte gemacht als bei dem Embryo von *Dasypus novemcinctus*. Hier sind zwei rudimentäre Zahnanlagen und sieben Backzahnanlagen vorhanden. Nur mit Ausnahme der letzten Zahnanlage ist bei den übrigen bereits eine dünne Dentinschicht zur Abscheidung gelangt. Sogar bei den rudimentären Zahnanlagen konnte Röse die von dem äußeren Schmelzepithel sich abzweigende Ersatzleiste beobachten, deren tiefstes Ende bei einer Zahnanlage kolbig verdickt ist, so daß die Möglichkeit nicht ausgeschlossen erscheint, daß auch dieser rudimentäre Zahn einen Nachfolger im permanenten Gebiß besitzt.

Während Ballowitz und Röse an den von ihnen untersuchten Zahnanlagen von *Dasypus* feststellten, daß sich in den Zahnanlagen dieser *Dasypus*-Embryonen nicht die geringste Spur einer Schmelzabsonderung vorfindet, machte im Jahre 1904 Spurgin nach Untersuchung älterer *Dasypus*-Embryonen die Mitteilung, daß in den Zahn-

anlagen der rudimentären Schneidezähne eine dünne Schmelzschicht vorhanden sei; diese rudimentären Schneidezahnanlagen sind von Ballowitz nicht näher untersucht worden. Spurgin verarbeitete die Zahnanlagen zweier Embryonen von *Dasypus novemcinctus* Linn. von 8,5 und 9 cm Körperlänge.

Im Unterkiefer des ersteren kleineren Embryo fand Spurgin fünf rudimentäre Schneidezähne und acht Backzähne. Der erste der rudimentären Schneidezähne besitzt den geringsten Entwicklungsgrad; von den übrigen rudimentären Schneidezähnen, die durch gleiche Zwischenräume voneinander getrennt sind, ist ein jeder nachfolgende etwas vollkommener entwickelt als sein Vorgänger. Die drei ersten Zahnanlagen stellen typische Schneidezähne dar, während die beiden letzten eine einzelne, etwas hervorragende Spitze aufweisen. Auf der Oberfläche einer jeden rudimentären Schneidezahnanlage will Spurgin eine Schmelzlage beobachtet haben, deren Dicke im Verhältnis zu dem progressiven Entwicklungsgrad der einzelnen Anlagen zunimmt. Bei schwacher Vergrößerung erscheint die Schmelzschicht als dunkles Band, das auf vielen Schnitten infolge unvollkommener Entkalkung vom Dentin getrennt und in der Richtung der Schmelzprismen gebrochen ist. Bei äußerst starker Vergrößerung ist, wie Spurgin in einer Zeichnung veranschaulicht, die Struktur und die Richtung der Schmelzprismen in schwacher Andeutung wahrnehmbar. Bei der vierten und fünften Zahnanlage hat die innere Lage des Schmelzorgans ihren Cylindercharakter bereits vollständig verloren; die Sternzellenschicht ist verschwunden, und nur vereinzelte flache Zellen des äußeren Schmelzepithels sind noch über der Schmelzschicht sichtbar. In den drei ersten Zahnanlagen, die nur eine sehr dünne Schmelzschicht tragen, hat sich dagegen das Schmelzorgan noch einigermaßen erhalten, sogar die Cylinderzellen des inneren Schmelzepithels sind sehr deutlich erkennbar. Eine Nasmythsche Membran konnte Spurgin in keiner Schneidezahnanlage antreffen, ebensowenig die Anlage einer Ersatzleiste, die Röse bereits bei einem jüngeren, 6 cm langen Embryo beobachtete. Dagegen beschreibt Spurgin bei der fünften und sechsten Backzahnanlage je eine kleine Ausstülpung des äußeren Schmelzepithels, die er als »Zahnersatzleiste« anspricht. Über die Struktur der Backzahnanlagen dieses Embryo macht Spurgin keine genauen Angaben; er erwähnt nur, daß bei fast allen Zahnanlagen mit Ausnahme der des achten Backzahnes eine dünne, teilweise schon verkalkte Dentinschicht vorhanden sei, und daß sich zwischen den einzelnen Zahnanlagen noch kein Septum angelegt habe.

Im Oberkiefer desselben Embryo traf Spurgin dieselben, nur etwas weiter fortgeschrittenen Entwicklungszustände an.

Bei der Untersuchung des 9 cm langen Embryo, dessen Zahnanlagen wiederum einen etwas höheren Entwicklungsgrad darstellen, fand Spurgin fast genau dieselben Verhältnisse vor. Hier konnte er auch den von Ballowitz eingehend beschriebenen Keimrand des Schmelzorgans in seinem ersten Bildungsstadium bestätigen. Das Schmelzorgan, bestehend aus äußerem Schmelzepithel, Sternzellenschicht und innerem Schmelzepithel, ist seitlich neben der Papille in die Tiefe gewuchert und im Begriff, sich dort zu dem Keimrand zu differenzieren. Ferner glaubt Spurgin beobachtet zu haben, daß die Schmelzpulpa nicht eher der Atrophie anheimfalle, bis sich die ersten Schmelzschichten abgelagert haben, während Ballowitz und Röse, die nicht die geringste Spur einer Schmelzablagerung an den von ihnen untersuchten Zahnanlagen von *Dasypus* beobachteten,den Beginn der Atrophie der Schmelzpulpa sofort nach der ersten Dentinabsonderung eintreten sahen.

Weiterhin erwähnt Spurgin, daß die Anlage des achten Molaren, der keinen Vorgänger im Milchgebiß hat, durch ein aus mehreren Schichten bestehendes Epithelband mit der Anlage des siebenten Molaren verbunden sei, wohingegen Ballowitz und Röse nachwiesen, daß der Keim des achten Molaren sich direkt aus der weiter nach hinten wachsenden Zahnleiste entwickelt. Die von Röse als Sekretionsprodukt der Schmelzzellen geschilderte Nasmythsche Membran stellt nach Spurgins Ansicht nichts andres als eine sehr dünne Schmelzlage dar.

Im Gegensatz zu Reinhardt, welcher feststellte, daß die rudimentären *Dasypus*-Zähne geschlossene Wurzeln haben, niemals das Zahnfleisch durchbrechen und später resorbiert werden, ist Spurgin der Meinung, daß die rudimentären Zähne offene, den permanent wachsenden Zähnen homologe Wurzeln besitzen und bald nach ihrem Durchbruch ausfallen.

Zum Schluß bemerkt Spurgin, daß das Vorhandensein einer Schmelzlage in den Zahnanlagen des Milchgebisses den untrüglichen Beweis dafür liefere, daß die Dasypodiden von Tieren mit hoch entwickelten schmelzfaltigen Zähnen abstammen. Die Frage, wie lange der Schmelz in den Anlagen der zur ersten Dentition gehörenden Zähne erhalten bleibe, und ob auch in den Anlagen der permanenten Zähne eine Schmelzschicht zur Absonderung gelange, vermochte Spurgin,

weil er nur zwei fast gleichweit entwickelte Embryonen zur Verfügung hatte, nicht zu entscheiden.

Verschiedene weitere Arbeiten von Brandts, Flower, Lydekker, Gervais, Hensel, Krauss, Reinhardt, Röse, Simon und Tims liefern in der Hauptsache Angaben über rudimentäre, überzählige und Milch-Zähne bei *Dasypus*- und *Bradypus*-Embryonen, sowie über das Vorkommen einer Zahnleiste bei *Manis tricuspis*. Eine nähere Besprechung der Abhandlungen würde an dieser Stelle jedoch zu weit führen und bietet für die vorliegende Untersuchung auch kein wesentliches Interesse.

## II. Eigne Untersuchungen.

Die vorstehend gekennzeichneten Resultate wissenschaftlicher Untersuchungen über die Entwicklung der Edentatenzähne kurz zusammenfassend, sehen wir, daß die Forschungen, soweit sie das Gebiß des *Orycteropus* zum Gegenstand haben, sich in ihren Ergebnissen in der Hauptsache auf rein systematische Mitteilungen über die Zahl, Gestalt, Stellung und Struktur der Zähne beschränken, aber nur zum weitaus kleineren Teile kurze Aufschlüsse über die Diphyodontie, Heterodontie und Entwicklung der *Orycteropus*-Zähne liefern.

Während, wie wir ausgeführt haben, über die Zahnentwicklung bei *Dasypus*- und *Bradypus*-Embryonen die Ergebnisse umfangreicher, wertvoller mikroskopischer Untersuchungen vorliegen, sind über die Entwicklung der *Orycteropus*-Zähne mikroskopische Untersuchungen (mit alleiniger Ausnahme von Pouchet und Chabry) überhaupt nicht angestellt worden.

Meine an den beiden Kiefern des *Orycteropus*-Embryo ausgeführten mikroskopischen Untersuchungen liefen im wesentlichen darauf hinaus, die vorhandenen Zahnanlagen in erster Linie nach Zahl und Gestalt festzustellen, insbesondere aber bei jeder einzelnen Zahnanlage zu prüfen, ob und in welcher Form ein Schmelzorgan auftritt, und schließlich nachzuweisen, unter welchen Erscheinungen die Anlagen der beiden Dentitionen sich bei diesem Embryo vorfinden. Da mir, wie ich bereits erwähnte, nur ein einziger Embryo zur Verfügung stand, war es mir leider nicht möglich, eine fortlaufende Reihe der Entwicklungsvorgänge von der beginnenden Einwucherung des Mundhöhlenepithels an bis zu einem bestimmten Stadium seiner ständig fortschreitenden Differenzierung zum Schmelzorgan zu geben. Ich mußte mich deshalb darauf beschränken, die vorhandenen Zahnanlagen nach den oben angeführten Gesichtspunkten zu untersuchen; ich hoffe jedoch, durch die im folgenden zu schildernden Resultate meiner Untersuchungen

wenigstens den Beweis dafür erbracht zu haben, daß die erste Entwicklung der *Orycteropus*-Zähne genau in derselben Weise, wie bei den übrigen typischen Säugetierzähnen, von einer einzigen einfachen Papille aus vor sich geht. Des weiteren konnte ich feststellen, daß die ersten Anlagen der *Orycteropus*-Zähne mit den ersten Anlagen der *Dasypus*-Zähne eine überaus große Ähnlichkeit besitzen.

Was die technische Seite meiner Untersuchungen anbetrifft, so muß ich vorher erwähnen, daß von dem mir übergebenen Embryo der Unterkiefer bereits früher abgetrennt, durch einen Längsschnitt in eine rechte und linke Hälfte zerteilt und schon entkalkt worden war. Vom Oberkiefer trennte Prof. Ballowitz die beiderseitigen Kieferwälle in Zusammenhang mit dem Gaumendach ab.

Für die vorliegende Untersuchung bietet die makroskopische Betrachtung der Ober- und Unterkiefer nur wenig Erwähnenswertes. In der Gegend der späteren Molaren fällt die Breite und Höhe der Kieferwälle ins Auge. Auf der Oberfläche der erhabensten Stelle eines jeden Kieferwalles befinden sich zwei längliche, eben wahrnehmbare Vertiefungen, vielleicht auch schwache Andeutungen von Erhebungen.

Bevor die Kieferteile eingebettet werden konnten, war es notwendig, den geringen Kalkgehalt der Knochen- und Zahnanlagen zu entfernen. Auf den Rat des Herrn Prof. Ballowitz wählte ich als Entkalkungsflüssigkeit die 6%ige schweflige Säure, in der auch der Unterkiefer entkalkt worden war, und welche, wie zahlreiche Erfahrungen bei Entkalkungen der verschiedensten Objekte im hiesigen anatomischen Institut bestätigt hatten, sich dadurch auszeichnet, daß die Entkalkung in verhältnismäßig kurzer Zeit vor sich geht und dabei nicht die geringste Schrumpfung der Gewebe eintreten läßt. Zu diesem Zwecke brachte ich die Objekte aus Alkohol absolutus in Aqua destillata. Darauf führte ich dieselben in die 6%ige schweflige Säure über, in der ich sie 36 Stunden liegen ließ, eine Zeit, welche, wie sich hernach beim Schneiden zeigte, vollkommen genügte, um den geringen Kalkgehalt zu beseitigen. Zur vollständigen Abspülung der Säure mußte ich die Objekte 8 Stunden lang in fließendes Brunnenwasser bringen. Darauf kamen sie auf drei Stunden in Aqua destillata und schließlich zur endgültigen Entwässerung jedesmal auf kurze Zeit in Alkohol von allmählich steigernder Konzentration, bis sie zuguterletzt in mehrmals gewechseltem Alkohol absolutus noch zwei Tage verblieben. Als Intermedium zwischen Alkohol und Paraffin schaltete ich Chloroform ein, in welchem die Objekte drei Stunden

verweilten. Aus dem Chloroform gelangten die Objekte auf drei Stunden in flüssiges Paraffin vom Schmelzpunkt 45° C und wurden endlich in Paraffin vom Schmelzpunkt 58° C definitiv eingebettet. Vor der Überführung in flüssiges Paraffin wurde von jeder Unterkieferhälfte durch einen Frontalschnitt etwa das vordere Viertel abgeschnitten, um eine zuverlässigere Orientierung zu ermöglichen; der Oberkieferabschnitt konnte jedoch in toto eingebettet werden. Die einzelnen Objekte wurden sodann mit dem Mikrotom von Schanze, Leipzig, in frontale Serienschnitte zerlegt, welche in der Weise aufeinanderfolgen, daß die Frontalschnitte der vier Unterkieferteile von den durch die Abtrennung entstandenen frontalen Schnittflächen aus in den vorderen kleineren Abschnitten nach der Kieferspitze, in den größeren Teilen dagegen in entgegengesetzter Richtung verlaufen. In dem zusammenhängend eingebetteten Oberkieferabschnitt folgen die Frontalschnitte jedoch ohne Unterbrechung von der Kieferspitze bis zum Ende der Kieferwälle aufeinander; ein jeder Schnitt enthält die beiderseitigen korrespondierenden Zahnanlagen, wohingegen auf den Unterkieferschnitten nur je eine Zahnanlage vorhanden ist. Die Dicke der Serienschnitte beträgt 10 $\mu$, nur an den vordersten Teilen der Kieferwälle beträgt die Schnittdicke 15 $\mu$, weil infolge des zunehmenden Größenumfangs der Objekte eine störende Faltung der Schnitte bei einer Dicke von 10 $\mu$ sich nicht vermeiden ließ. Aufgeklebt wurden die Schnitte nach der von Prof. Ballowitz häufig angewandten und als zuverlässig erprobten kombinierten Eiweiß-Glycerin-Wassermethode. Die mit den Serienschnitten versehenen Objektträger kamen zunächst in den Thermostaten von 35—40° C Wärme, in welchem sie mehrere Tage liegen blieben, bis die Schnitte vollkommen festgeklebt waren. Nachdem das Paraffin durch Xylol entfernt worden war, konnte die Färbung der Schnitte erfolgen, zu der ich eine wässerige Hämatoxylinlösung nach Delafield und eine alkoholische Eosinlösung verwandte. In der Hämatoxylinlösung verblieben die Schnitte 20—30 Minuten, in der Eosinlösung jedoch nur 5—8 Minuten. Diese Doppelfärbung genügte vollständig, um die verschiedenartigen Differenzierungen der die Zahnanlagen zusammensetzenden Zellschichten deutlich erkennen zu lassen.

Bevor ich zur endgültigen Beschreibung der Zahnanlagen übergehe, möchte ich des besseren Verständnisses halber einige kurze Bemerkungen über die Zahl und Art der vorhandenen Zahnanlagen vorausschicken.

Im Unterkiefer fand ich auf jeder Kieferhälfte 16, im Oberkiefer

14 Zahnanlagen. Die sechs letzten Zahnanlagen besitzen in beiden Kiefern eine erhebliche Größe und lassen im allgemeinen eine weitgehende Differenzierung ihrer Zellenschichten erkennen, während die diesen vorangehenden Zahnanlagen bedeutend kleiner sind und einen bei weitem geringeren Entwicklungszustand darstellen. Bei einem Vergleich der Zahnanlagen des Oberkiefers mit denen des Unterkiefers konnte ich feststellen, daß die letzten sechs Anlagen der später artikulierenden Zähne in beiden Kiefern im großen und ganzen auf gleicher Entwicklungsstufe stehen, daß dagegen die acht vorderen kleineren Zahnanlagen des Oberkiefers einen etwas höheren Entwicklungsgrad erreicht haben als die vorderen zehn Zahnanlagen des Unterkiefers. Aus Gründen, auf welche ich hernach bei Besprechung einer jeden Zahnanlage im einzelnen eingehen werde, halte ich die zwei letzten Zahnanlagen in einer jeden Kieferhälfte für die Anlagen permanenter Molaren, die vier diesen vorangehenden Zahnanlagen für Anlagen der von THOMAS entdeckten Milchpraemolaren, die übrigen acht, bzw. zehn Zahnanlagen für Anlagen rudimentärer, nur zum kleineren Teile in Funktion tretender Milchzähne. Die letzte der rudimentären Zahnanlagen in jeder Kieferhälfte hält weniger in ihrer Größe als in ihrem Entwicklungsgrad die Mitte zwischen den vorderen Zahnanlagen und den Anlagen der Milchpraemolaren, so daß sie vielleicht mit demselben Recht den Anlagen der Milchpraemolaren zugerechnet werden kann. Ihrer geringen Größe wegen erscheint es mir jedoch zweckmäßiger, sie in Zusammenhang mit den rudimentären Zahnanlagen zu beschreiben.

Beginnen werde ich mit der Schilderung der sechstletzten Zahnanlage (der Anlage des ersten Milchpraemolaren) und dieser dann die Anlagen der übrigen Milchpraemolaren und der permanenten Molaren folgen lassen. Erst dann werde ich die Anlagen der rudimentären Zähne beschreiben. Da die korrespondierenden Zahnanlagen in einem jeden Kiefer denselben Entwicklungsgrad erreicht haben und sogar dasselbe Aussehen besitzen, kann ich mich bei der Beschreibung der Zahnanlagen auf eine Kieferhälfte beschränken. Im Unterkiefer wählte ich die rechte Hälfte, im Oberkiefer schien mir für die sechs letzten Zahnanlagen die linke Hälfte, für die übrigen Zahnanlagen die rechte Hälfte die geeignetere zu sein.

Die Zeichnungen von Anlagen der Milchpraemolaren und der permanenten Molaren sind der Abhandlung beigefügt. Von den rudimentären Zahnanlagen sind, weil diese untereinander eine überaus große Ähnlichkeit besitzen, nur sieben Anlagen gezeichnet.

### 1. Die sechs letzten Zahnanlagen des Unterkiefers.

Die Anlage des ersten Milchpraemolaren (Fig. 1 der Tafel XXII) stellt keinen besonders hohen Entwicklungszustand dar. Die Zahnleiste steht noch in innigem Zusammenhang mit dem Mundhöhlenepithel und erstreckt sich in leichten Windungen verlaufend in nahezu senkrechter Richtung in das Mesoderm. Sie besteht aus zwei Reihen von Zellen, welche, wie sich deutlich verfolgen läßt, eine direkte Fortsetzung der basalen Cylinderzellenlage des Mundhöhlenepithels bilden, in der Weise, daß die linguale Zellenreihe der Zahnleiste von der lingualen Seite der basalen Cylinderzellenlage stammt, während die buccale Zellenreihe ihren Ursprung von der buccalen Seite der basalen Cylinderzellenlage nimmt. Die Zellen besitzen eine annähernd cylindrische Form, eine jede Zelle beherbergt einen ovalen Kern, dessen Längsachse senkrecht zu der Längsrichtung der Zahnleiste steht. Zwischen den beiden Zellenreihen finden sich vereinzelte kubische Elemente, die von den Deckepithelien des Mundhöhlenepithels herstammend mit den Basalzellen gleichsam in die Tiefe verschleppt wurden. Während ihres Verlaufes entsendet die Zahnleiste von ihrer buccalen Zellenreihe aus einige Epithelsprossen; gleich an ihrem oberen, dem Mundhöhlenepithel am nächsten gelegenen Abschnitt befindet sich eine rundliche Anhäufung planlos nebeneinander liegender Zellen; weiter nach der Tiefe zu gewahrt man eine kleine, mehr längliche Hervortreibung, welche ebenfalls keine bestimmte Anordnung ihrer Zellen zeigt. Nach einer weiteren unbedeutenden Epithelwucherung der lingualen Zellenreihe geht die Zahnleiste in der Bildung des Schmelzorgans auf, mit dem sie noch vollkommen zusammenhängt. Die linguale weiter senkrecht in die Tiefe wuchernde Zellenreihe der Zahnleiste bildet die linguale Seite des äußeren Schmelzepithels, während die buccale Zellenreihe rechtwinklig umbiegt und in einem großen Bogen verlaufend die buccale Seite des äußeren Schmelzepithels darstellt. Betrachtet man das Schmelzorgan auf seine Lage zur Zahnleiste hin, so erhält man den Eindruck, als sei es mit seiner lingualen Seite an die untere Hälfte der Zahnleiste angeklebt. In seiner Entwicklung ist das Schmelzorgan noch nicht weit fortgeschritten; es hat gerade das kappenförmige Stadium erreicht. Durch die sich vorwölbende Papille ist das Schmelzorgan ungefähr zur Hälfte eingestülpt; die hierdurch gebildeten beiderseitigen Abschnitte haben sich an ihrem untersten Ende noch keineswegs zugespitzt, so daß auch die Papille an ihrer Basis nicht im geringsten eingeschnürt erscheint. Die Zellen des lingualen äußeren

Schmelzepithels haben als Fortsetzung der lingualen Zellenreihe der Zahnleiste eine ausgesprochen cylindrische, allerdings nicht besonders hohe Gestalt und folgen in geschlossener Reihenfolge aufeinander; dagegen verlaufen die Zellen des buccalen äußeren und besonders des oberflächlichen Schmelzepithels in einem weniger geordneten Zusammenhang. An verschiedenen Stellen zeigen sich hier Lockerungen und Unterbrechungen der ursprünglich einschichtigen Zellenlage, daneben befinden sich wieder zu unregelmäßigen Komplexen angeordnete dichtere Anhäufungen von Zellen. Ohne Zweifel setzen hier die ersten Anfänge der durch Bindegewebseinwucherungen verursachten Atrophie des Schmelzorgans ein, welche bei höher entwickelten Zahnanlagen deutlicher in die Erscheinung tritt. Außerdem haben die Zellen des bereits defekt gewordenen buccalen und oberflächlichen äußeren Schmelzepithels ihre charakteristische Cylinderform verloren und eine mehr kubische Gestalt angenommen; abgesehen von ihrer intensiveren Färbung sind sie von den Zellen der Schmelzpulpa schwer zu unterscheiden. Verfolgen wir die Cylinderzellen des äußeren Schmelzepithels nach der Basis des Schmelzorgans zu, so bemerken wir, daß sie in den beiden seitlichen Abschnitten an Höhe zunehmen und schmäler werden. An den beiderseitigen Umschlagstellen des äußeren Schmelzepithels zum inneren Schmelzepithel erreichen sie ihre größte Höhe und stehen mit ihrer Längsachse parallel zu der Richtung der Zahnleiste. Infolge des durch die Einstülpung der Papille hervorgerufenen Druckes und der damit zusammenhängenden Verengerung der seitlichen Abschnitte erscheinen die äußeren Cylinderzellen aus ihrer geordneten einschichtigen Lage teilweise herausgedrängt. So beobachten wir, daß einzelne Cylinderzellen mit ihrer oberen Hälfte über die benachbarten Zellen hervorragen und sich in die Zellen der Schmelzpulpa einzwängen. Von den Umschlagstellen aus setzen sich dann die hohen Cylinderzellen allmählich in die Zellen des inneren Schmelzepithels fort; dieses verläuft nicht, wie man bei dem jungen Entwicklungsstadium der Zahnanlage annehmen sollte, in einem halbmondförmigen Bogen, sondern es ist an zwei Stellen ein wenig in die Schmelzpulpa hinein eingeknickt, so daß man zur Not eine obere Fläche und zwei zu dieser beinahe senkrecht stehende Seitenflächen des inneren Schmelzepithels unterscheiden kann. Die Zellen der Seitenflächen besitzen die typische hohe Cylinderform; sie sind in diesem frühen Entwicklungszustand kaum von den Zellen des äußeren Schmelzepithels zu unterscheiden. Die obere Fläche des inneren Schmelzepithels besteht jedoch aus Zellen, welche die

Cylinderform nicht zeigen und ein kubisches Aussehen besitzen. Die in großer Masse den Innenraum des Schmelzorgans (die Schmelzpulpa) ausfüllenden Zellen weisen keine weitgehende Differenzierung auf. Sie haben eine mehr oder weniger kubische Gestalt und stehen in den seitlichen Abschnitten des Schmelzorgans in dichterer Lage als in seinem oberen Teile. Der Beginn der Lockerung der Zellen und ihrer Umbildung zu den langausgezogenen Zellen der Sternzellenschicht ist nur in beschränkter Ausdehnung zu erkennen. Direkt unter der Lage des oberflächlichen Schmelzepithels bemerkt man vereinzelte Schichten von langgestreckten Zellen, die durch fadenförmige Fortsätze untereinander verbunden sind und sich bis in die Mitte des buccalen Abschnitts des Schmelzorgans erstrecken. Dagegen ist ein Stratum intermedium, wie wir es in seiner charakteristischen Ausbildung bei späteren Zahnanlagen vorfinden werden, nicht in der geringsten Andeutung wahrnehmbar. Von dem Schmelzorgan ist die Papille durch einen künstlichen Spaltraum getrennt, welcher durch ungleiche Schrumpfung der Gewebe und durch ungleichmäßige Einwirkung der Reagentien eingetreten ist. Die Papille hat keine knospenförmige, völlig rundliche Gestalt, sondern besitzt zwei schwach angedeutete abgerundete Ecken, auf welche die obenerwähnten Einknickungen des inneren Schmelzepithels zurückzuführen sind. Die Papille selbst steht wie auch das Schmelzorgan auf einem nur geringen Entwicklungszustand. Sie wird zusammengesetzt aus dichtgedrängten kubischen Bindegewebszellen, welche auf der oberflächlichen Lage besonders dicht stehen, ohne jedoch die geringste Differenzierung zu Odontoblasten zu zeigen. Die tiefsten basalen Zellen der Papille ziehen noch eine Strecke weit neben dem äußeren Schmelzepithel der seitlichen Abschnitte nach oben hin; in enger Verbindung mit ihnen stehen darunterliegende peripher angeordnete Lagen von Bindegewebszellen, welche die erste Anlage des späteren Zahnsäckchens darstellen.

Die Anlage des zweiten Milchpraemolaren (Fig. 2 auf Tafel XXII) hat einen höheren Entwicklungsgrad erreicht als die vorhergehende Zahnanlage. Sie zeichnet sich hauptsächlich dadurch aus, daß sie ihren Zusammenhang mit der Zahnleiste, welche als Zahnersatzleiste weiter in die Tiefe gewuchert ist, fast gänzlich verloren hat, wodurch sie sich ohne jeden Zweifel als Milchzahnanlage zu erkennen gibt. Verfolgen wir zunächst wieder die Zahnleiste, so sehen wir, daß sie auch bei dieser Zahnanlage von den Basalzellen des Mundhöhlenepithels ausgehend bogenförmig in das Mesoderm verläuft. Die beiden Reihen der quergestellten Cylinderzellen treten auch hier deutlich in die Erscheinung; am freien

Ende der Zahnleiste läßt sich jedoch bloß die linguale Zellenreihe kontinuierlich verfolgen, während die Zellen der buccalen Reihe vereinzelt und zerstreut neben der lingualen Reihe gelagert sind. Dicht neben ihrer Ausgangsstelle entspringt aus dem Mundhöhlenepithel eine längliche, schräg buccalwärts verlaufende Epithelsprosse; in einer geringen Entfernung verläuft parallel zu dieser eine zweite, aus der Zahnleiste hervorgehende Epithelsprosse; dann folgen in regellosen Abstufungen verschiedenartige Epithelwucherungen in Form von Anhäufungen unregelmäßig angeordneter Zellen, welche sämtlich von der buccalen Zellenreihe ausgehen. Die Zahnleiste endet schließlich lingualwärts von der Zahnanlage spitz zulaufend als einzelliger Strang, der an seinem tiefsten Ende noch keine Spur einer kolbigen Verdickung zeigt. Daß der untere Abschnitt der Zahnleiste mit der Zahnersatzleiste identisch ist und die Anlage infolgedessen eine Milchzahnanlage darstellt, geht bereits zur Genüge aus der charakteristischen Lage des freien Zahnleistenendes zur Zahnanlage hervor. Dabei ist es unwesentlich, ob das freie Ende der Zahnleiste einen zur zweiten Dentition gehörenden Zahn entstehen läßt oder nicht. Das Schmelzorgan dieser Zahnanlage umfaßt die obere größere Hälfte der vorgestülpten Papille; es hat zwar noch keine ausgesprochene Glockenform erreicht, doch beginnt bereits sein lingualer, spitz zulaufender Abschnitt die Papille an ihrer Basis leicht einzuschnüren, während sein buccaler Abschnitt am unteren Ende noch abgerundet ist und keine Neigung zur Einschnürung der Papille zeigt. Die Papille stellt ungefähr die Form einer Ellipse dar, dementsprechend verläuft auch das innere Schmelzepithel in einem elliptischen Bogen. Was die Gestalt und Lage der verschiedenen Zellen des Schmelzorgans anbetrifft, so fällt uns zunächst auf, daß von den Zellen des äußeren Schmelzepithels die buccalwärts gelegenen von cylindrischer Gestalt sind und in geschlossener Reihe aufeinander folgen, daß dagegen die oberflächlichen und lingualen Zellen die cylindrische Form vermissen lassen und teilweise zu unregelmäßig angeordneten Komplexen zusammengedrängt sind, welche den oben erwähnten Epithelwucherungen des mittleren Abschnittes der Zahnleiste zustreben. Bei genauer Betrachtung erkennt man deutlich, daß Bindegewebseinwucherungen einerseits die Verbindung des Schmelzorgans mit der Zahnleiste zerstört und nur noch die Epithelwucherungen der Zahnleiste und die Fortsätze des äußeren Schmelzepithels als letzte Andeutungen übrig gelassen haben, anderseits auch schon das äußere Epithel des Schmelzorgans durchbrochen haben und im Begriff sind, in das Gewebe der Schmelzpulpa einzu-

dringen. Das Schmelzorgan beginnt demnach anscheinend bereits der Atrophie anheimzufallen. Die lingualwärts gelegenen Zellen des äußeren Schmelzepithels sind in der Nähe der spitzen Umschlagstelle auch wieder in einer Reihe zusammenhängend angeordnet, ohne jedoch ihre cylindrische Gestalt wieder erlangt zu haben. Die Zellen des inneren Schmelzepithels bestehen zum weitaus größten Teile aus mittelhohen Cylinderzellen, deren Längsachsen senkrecht zur Verlaufslinie des Bogens stehen. Buccalwärts gehen sie allmählich in die Zellen des äußeren Schmelzepithels über; an der abgerundeten Umschlagstelle fällt die größere Höhe und die gedrängtere Stellung der Zellen ins Auge. In dem spitzzulaufenden lingualen Abschnitt des Schmelzorgans sind dagegen die inneren Schmelzepithelzellen kleiner und niedriger; an der tiefsten Stelle des Abschnittes kommen sie mit den Zellen des äußeren Schmelzepithels in nahe Berührung. Man könnte versucht sein anzunehmen, daß an dieser Stelle die beiden äußeren Lagen des Schmelzepithels begonnen haben, sich zu der Epithelscheide zu differenzieren, welche Ballowitz bei *Dasypus*-Zähnen beschrieben hat; es erscheint indessen wohl ausgeschlossen, daß bei den Anlagen von *Orycteropus*-Milchzähnen, welche nach Thomas' Feststellungen geschlossene Wurzeln besitzen, eine Differenzierung des Schmelzepithels zur Epithelscheide vorkommt. Dicht über dem inneren Schmelzepithel befindet sich das schon deutliche Stratum intermedium. Es besteht aus dichtgedrängten, ein wenig ausgezogenen Zellen, welche in mehreren Lagen übereinander geschichtet sind. Die Längsachse der Zellen verläuft parallel zu der Begrenzungslinie des inneren Schmelzepithels. In dem lingualen Abschnitt des Schmelzorgans läßt sich das Stratum intermedium fast bis zur tiefsten Spitze hin verfolgen, in der es als einschichtige Zellenreihe endet; in dem mittleren und buccalen Abschnitt gehen die Zellen der intermediären Schicht allmählich in die Zellen der darüberliegenden hochentwickelten Sternzellenschicht über. Die Sternzellenschicht bildet den wesentlichsten und weitaus größten Bestandteil des Schmelzorgans und füllt den Raum zwischen der intermediären Schicht und dem äußeren Schmelzepithel vollkommen aus. Zusammengesetzt ist die Sternzellenschicht aus sternförmigen Zellen mit ausgezogenen, sich verzweigenden und untereinander sich verbindenden Fortsätzen; die Kerne besitzen eine rundliche oder ovale Form. Die durch das äußere Schmelzepithel eingewucherten Bindegewebszüge sind teilweise schon in die oberen Lagen der Sternzellenschicht eingedrungen. Die auch bei dieser Zahnanlage durch einen künstlichen Spaltraum vom Schmelz-

organ getrennte Papille besteht aus zahlreichen, nicht sonderlich differenzierten, rundlichen Bindegewebszellen, welche an der Basis der Papille in peripheren Lagen angeordnet sind. Besonders dicht erscheinen die Zellen in nächster Nähe der lingualen Umschlagstelle des Schmelzepithels. Dicht unter den basalen Zellen der Papille ist das Zahnsäckchen in seiner frühesten Anlage angedeutet. Mehrere Lagen von Bindegewebszellen ziehen, wie auch bei der vorhergehenden Zahnanlage, unter der Basis der Papille her und gehen noch eine Strecke weit auf das äußere Schmelzepithel über.

Die folgende Anlage des dritten Milchpraemolaren (Fig. 3 auf Tafel XXII) zeigt in ihrem Entwicklungsgrad zwar große Ähnlichkeit mit der Anlage des ersten Milchpraemolaren, ist aber dennoch in mancher Hinsicht von ihr verschieden. Die Zahnleiste steht noch in inniger Verbindung mit der basalen Cylinderzellenlage des Mundhöhlenepithels und verläuft in annähernd senkrechter Richtung in das Mesoderm; ihr unteres Ende hängt mit der lingualen Seite des Schmelzorgans noch vollständig zusammen. Die beiden aus cylindrischen Zellen bestehenden Reihen der Zahnleiste lassen sich bis in die Nähe des Schmelzorgans deutlich verfolgen. Von der buccalen Cylinderzellenreihe gehen zahlreiche Epithelsprossen aus; im oberen Abschnitt der Zahnleiste stellen sie längliche, im unteren Abschnitt regellos geformte Zellenkomplexe dar. Die linguale Zellenreihe verläuft wellenförmig, ohne Epithelsprossen hervorzutreiben. Die Zellen der Zahnleiste und ihrer Epithelsprossen haben eine mehr oder weniger deutliche cylindrische Form. Das Schmelzorgan zeigt eine eigenartige Gestalt. Es ist im Verhältnis zu seiner geringen Entwicklung ziemlich breit, dagegen besitzt es nur eine mässige Höhe und erscheint von oben nach unten zusammengedrückt. Das innere Schmelzepithel ist an zwei Stellen in noch stärkerem Maße als bei der ersten Zahnanlage eingezogen, so daß es hier als Begrenzungslinie des Schmelzorgans drei abgerundete Zipfel bildet. Fassen wir die einzelnen Zellenschichten des Schmelzorgans näher ins Auge, so bemerken wir zunächst, daß die Zahnleiste die Zellen ihrer lingualen Reihe ohne Veränderung zur Bildung der lingualen Seite des äußeren Schmelzepithels hergibt. An dieser Seite besitzen die äußeren Epithelzellen noch die ausgeprägte Cylinderform. Dagegen treffen wir auf der buccalen Seite und auf der Oberfläche des äußeren Schmelzepithels nur wenige vereinzelte Cylinderzellen an. In weitaus größter Anzahl befinden sich hier Zellen von kubischer oder rundlicher Gestalt, deren Verlauf nicht mehr kontinuierlich ist, sondern mehrfach kleine Lücken und Unterbrechungen

aufweist. Je weiter wir die Zellen auf der Oberfläche des äußeren Schmelzepithels nach der Zahnleiste hin verfolgen, desto spärlicher werden sie, sodaß der Zusammenhang des äußeren Schmelzepithels mit der buccalen Zellenreihe der Zahnleiste nur noch angedeutet ist. In den Zwischenräumen der äußeren Schmelzepithellage sind schon vereinzelte kleine Bindegewebszüge sichtbar, welche sogar in das Gewebe der Schmelzpulpa ein wenig hineinragen. Die Umschlagstellen des äußeren Schmelzepithels zum inneren Schmelzepithel werden von Cylinderzellen begrenzt, die etwas verlängert und mehr zusammengedrängt erscheinen. Ohne besondere Differenzierung gehen diese Cylinderzellen in die Zellen des inneren Schmelzepithels über, so daß daher auch das innere dreizipfelig gestaltete Schmelzepithel aus einer Schicht meist hoher Cylinderzellen besteht. Vielleicht ist es noch erwähnenswert, daß die inneren Schmelzepithelzellen auf der lingualen Seite des mittleren Zipfels ein wenig höher sind und noch etwas dichter beisammen stehen als auf der buccalen Seite. Ein Stratum intermedium ist bei diesem frühen Entwicklungsstadium noch nicht zur Ausbildung gekommen. Dagegen haben die dichtgedrängten kubischen Zellen der Schmelzpulpa an einzelnen Stellen angefangen, sich in die netzförmigen Zellen der Sternzellenschicht umzuwandeln. Man gewahrt zwischen den in größter Mehrzahl vorhandenen kubischen Zellen vereinzelte Lagen sternförmiger Zellen, welche schon eine sehr geringe Lockerung und kleine Fortsätze erkennen lassen. Die Papille besitzt im Verhältnis zu der wenig fortgeschrittenen Entwicklung des Schmelzorgans ebenfalls eine geringe Größe. Auf ihrer Oberfläche beobachtet man zwei kleine Hervorragungen, welche den eingezogenen Stellen des inneren Schmelzepithels entsprechen. Infolge eingetretener Schrumpfungsvorgänge, welche auch den künstlichen Zwischenraum zwischen dem Schmelzorgan und der Papille verursacht haben, erscheinen die Hervorragungen kleiner, als sie in Wirklichkeit sind. Die Anlage des Zahnsäckchens zeigt sich in derselben Weise wie bei den vorhergehenden Zahnanlagen.

Die nächste Anlage des vierten Milchpraemolaren (Fig. 4) besitzt unter allen Zahnanlagen des Unterkiefers den vollkommensten Entwicklungszustand und ist durch ihr Verhalten zur Zahnleiste einwandfrei als Milchzahnanlage charakterisiert. Die Zahnleiste hat sich allerdings noch nicht vom Epithel der Mundschleimhaut abgeschnürt, es ist der Übergang der basalen Cylinderzellen zu den Zellen der Zahnleiste noch deutlich wahrnehmbar. Die linguale Zellenreihe der Zahnleiste verläuft kontinuierlich in das Mesoderm; die buccale Zellen-

reihe weist in ihrer unteren Hälfte vereinzelte und zu kleinen Komplexen angeordnete Epithelfortsätze auf, welche sich teilweise bis zur Oberfläche des Schmelzorgans hinziehen. Es sind dies die letzten Reste der vom Bindegewebe bereits durchlöcherten Verbindungsbrücke, welche als epithelialer Strang die anfängliche Verbindung zwischen Zahnleiste und Zahnanlage herstellte. Von diesen Epithelfortsätzen aus setzt sich die Zahnleiste noch tiefer in das Mesoderm fort; sie verläuft ziemlich parallel zur Zahnanlage in zwei Zellenreihen, bis sie ungefähr in gleicher Höhe mit der Umschlagstelle des lingualen Randes des Schmelzorgans als »freies Zahnleistenende« oder »Zahnersatzleiste« endet. Die linguale Zellenreihe der Ersatzleiste besteht aus typischen Cylinderepithelzellen, die Zellen der buccalen Zellenreihe haben eine mehr kubische Gestalt. Zwischen beiden Reihen der Ersatzleiste liegen vereinzelte kubische und rundliche Plattenepithelien der Mundschleimhaut, welche mit den basalen Cylinderzellen in die Tiefe gewandert sind. Am tiefsten Ende besitzt die Zahnersatzleiste noch keine ausgeprägte kolbenartige Verdickung; die dichtere Stellung ihrer Randzellen in gleicher Weise wie die vermehrte Anzahl und periphere Anordnung der benachbarten Bindegewebszellen läßt jedoch mit Sicherheit darauf schließen, daß sich an dieser Stelle die Anlage eines dem permanenten Gebiß angehörenden Zahnes entwickeln wird. Wenden wir uns jetzt zu der Betrachtung der Milchzahnanlage, so fällt uns schon bei schwacher Vergrößerung zuerst ein dunkler, strukturloser Streifen auf, der sich zwischen dem Schmelzorgan und der Papille hinzieht und abgesehen von der durch künstliche Schrumpfung entstandenen Knickung die Form einer Ellipse hat. Dieser Streifen stellt nichts andres als eine schmale Schicht bereits abgesonderten Dentins dar. Da bei keiner andern Zahnanlage eine wenn auch noch so geringe Dentinabsonderung angetroffen wird, beweist das Vorkommen der Dentinschicht einwandfrei, daß diese Zahnanlage die zuerst angelegte und älteste ist. Bei diesem hohen Entwicklungszustande zeigt das Schmelzorgan nicht mehr die vollständige Glockenform; seine seitlichen Abschnitte reichen nicht bis zur Basis der Papille, sondern umfassen nur die beiden oberen Drittel derselben. Am Ende seines lingualen Abschnitts läuft das Schmelzorgan spitz zu, ohne jedoch die Papille an ihrer Basis einzuschnüren. Eine Erklärung für diese auffallenden Erscheinungen kann vielleicht in der Erwägung gefunden werden, daß die Milchzähne des *Orycteropus* nicht zur vollständigen Entwicklung gelangen und so sehr rudimentär sind, daß sie das Zahnfleisch niemals durchbrechen können, wie Thomas an zwei *Orycteropus*-

Schädeln festgestellt hat. Es stellen sich demnach in relativ frühen Stadien der Zahnanlagen des *Orycteropus* Reduktionserscheinungen ein, welche bei den Zahnanlagen typischer Säugetierzähne nicht beobachtet werden. Durch die ungleiche Schrumpfung der Gewebe ist auch bei dieser Zahnanlage ein Spaltraum zwischen Schmelzorgan und Papille eingetreten, der sich aber wesentlich von den Spalträumen der vorherigen Zahnanlagen unterscheidet. Während bei den jüngeren Zahnanlagen die Papille in ihrer Gesamtheit von dem sie überdeckenden Schmelzorgan ohne weiteres leicht zurückweichen konnte, ist bei dieser Zahnanlage durch die Absonderung des Dentins der Zusammenhang zwischen Schmelzorgan und Papille ein viel festerer geworden. Die oberflächlichen zu Odontoblasten umgebildeten Zellen der Papille stehen mit dem von ihnen abgeschiedenen Dentin naturgemäß in bedeutend innigerer Verbindung als mit den unter ihnen gelegenen Zellen. So bemerkt man denn auch, daß bei der Schrumpfung die Odontoblasten von den unmittelbar unter ihnen gelegenen Zellen sich losgerissen und getrennt haben, dagegen mit dem Dentin zum größten Teil noch fest verbunden sind. Ihre geordnete Lage haben die Odontoblasten allerdings eingebüßt; an verschiedenen Stellen haben sich je zwei nebeneinanderliegende Odontoblasten mit ihren durch die Spaltung frei gewordenen basalen Enden teilweise übereinander geschoben; einige wenige Odontoblasten haben sich von der Dentinschicht ganz losgelöst und liegen zerstreut in dem künstlichen Zwischenraum. Nur an einzelnen Stellen erkennt man die charakteristische Gestalt der Odontoblasten: Cylinderzellen mit langgestrecktem Protoplasma, dessen unscheinbare Fortsätze mit dem frischgebildeten Dentin in fester Verbindung stehen, und mit rundlichen, am basalen Ende gelegenen Kernen. Die übrigen Zellen der Papille sind durchweg kubisch, nach der Basis zu werden sie flacher und gehen endlich in die peripheren länglichen Bindegewebszellen zur Bildung des Zahnsäckchens über.

Das Schmelzorgan dieser Zahnanlage weist ebenfalls Besonderheiten auf. An seinen Zellen lassen sich fast überall Degenerationserscheinungen wahrnehmen. Sogar die Zellen des sich am längsten erhaltenden inneren Schmelzepithels machen einen atrophischen Eindruck; ihre Lage ist gedrängt und ihre Cylinderform kaum mehr erkennbar. Nur in den seitlichen Abschnitten und an den Rändern der Umschlagstellen besitzen die Zellen des inneren Schmelzepithels noch eine annähernd cylindrische Gestalt. Die niedrigen Cylinderzellen des äußeren Schmelzepithels sind in geschlossener Lage von den Umschlagstellen

aus nur eine kurze Strecke nach aufwärts zu verfolgen. Die bei den früheren Zahnanlagen beginnende Einwucherung von Bindegewebszellen in das Gewebe der Schmelzpulpa ist hier bereits soweit vorgeschritten, daß man von dem äußeren Schmelzepithel in seiner oberflächlichen Lage nur noch vereinzelte, zerstreut liegende Epithelzellen antrifft. Ebenso ist die Sternzellenschicht infolge der Bindegewebseinwucherungen in dem mittleren Teil des Schmelzorgans fast gänzlich verschwunden; in relativ größter Ausdehnung hat sie sich in dem buccalen Abschnitt erhalten, in welchem ihre verästelten Zellen sich bis zur Umschlagstelle hin erstrecken. In dem lingualen Abschnitt sind sternförmige Zellen nur in der oberen Hälfte in sehr geringer Anzahl vorhanden; in der unteren Hälfte sind die Zellen des äußeren und inneren Schmelzepithels so sehr genähert, daß nur ganz vereinzelte, kaum definierbare Zellen zwischen den beiden Lagen sich befinden. Das Stratum intermedium hat sich dagegen in seiner charakteristischen Gestaltung noch einigermaßen erhalten, besonders in dem buccalen Abschnitt liegt es in mehreren Lagen dem inneren Schmelzepithel auf.

Die jetzt folgende Anlage des ersten permanenten Molaren (Fig. 5 auf Tafel XXII) bietet auf den ersten Blick ein gänzlich verändertes Bild dar. In erster Linie zeichnet sie sich dadurch aus, daß sie einen bedeutend größeren Umfang hat als jede der vorhergehenden Zahnanlagen und sich über mehr als die doppelte Anzahl von Schnitten hinzieht. Dabei ist das Entwicklungsstadium der Zahnanlage, wie wir noch genauer sehen werden, ein außerordentlich junges, so daß sich aus diesen Tatsachen schon mit Sicherheit schließen läßt, daß die Zahnanlage einen permanenten Zahn (in diesem Falle den ersten Molaren) entstehen läßt. Die Zellen der Zahnleiste bilden, wie es bei einer jungen Zahnanlage nicht anders zu erwarten ist, die direkte Fortsetzung der basalen Cylinderzellen des Mundhöhlenepithels. Die Zahnleiste besteht aber nicht ausschließlich aus zwei nebeneinanderlaufenden Reihen von quergestellten Cylinderzellen, sondern gleichzeitig mit den basalen Cylinderzellen hat sich eine große Masse kubischer Zellen in das Mesoderm eingesenkt, welche als Derivate des Plattenepithels der Mundschleimhaut sofort erkennbar sind. Wahrscheinlich nimmt die Zahnleiste mit den von ihr eingeschlossenen kubischen Zellen in diesen Schnitten einen etwas zu breiten Raum ein, weil die Frontalschnitte nicht mehr in genau frontaler Richtung durch die Molarenanlagen gehen, da die Kieferwälle im Bereiche der Molaren weit divergieren. Epithelsprossen treffen wir bei der Zahnleiste nicht an; nur buccalwärts besitzt sie einen Vorsprung, welcher die Stelle der späteren Ab-

schnürung der Zahnanlage von der Zahnleiste anzudeuten scheint. Schon nach kurzem Verlauf geht die Zahnleiste vollständig in der Bildung des Schmelzorgans auf, mit dem sie noch innig zusammenhängt. Ihre linguale Zellenreihe setzt sich unverzüglich in die Zellen des äußeren Schmelzepithels des lingualen Abschnitts fort. Hier sind die cylindrischen Zellen nicht im geringsten von den Zellen der Zahnleiste nach Form und Lage verschieden. Dagegen erleiden die Zellen des äußeren Schmelzepithels auf dem buccalen Abschnitt und auf der Oberfläche geringe Veränderungen. Buccalwärts besitzen die äußeren Schmelzepithelzellen nur im unteren Teile des Abschnitts eine niedrige Cylinderform; je näher sie zur Oberfläche hinrücken, destomehr erhalten sie ein kubisches Aussehen und sind hauptsächlich durch ihre größere Färbbarkeit als Zellen des äußeren Schmelzepithels zu erkennen. Auch der Verlauf der Zellen ist in dieser Gegend ein unregelmäßiger, wellenförmiger und weist kleine Unterbrechungen auf. Auf der Oberfläche jedoch ordnen sich die äußeren Schmelzepithelzellen kurz vor ihrem Übergang in die buccalen Zellen der Zahnleiste wieder in größerer Regelmäßigkeit an. Das in einem gleichmäßig runden Bogen verlaufende innere Schmelzepithel besteht hingegen in seiner ganzen Ausdehnung aus einer Lage außerordentlich regelmäßig angeordneter, hoher Cylinderzellen, welche an den abgerundeten und die Papille leicht einschnürenden Umschlagstellen besonders dicht stehen und teilweise übereinander geschichtet sind, in ähnlicher Weise, wie es schon bei den vorhergehenden Zahnanlagen beobachtet werden konnte. Unmittelbar über den Zellen des inneren Schmelzepithels gewahren wir eine mehrschichtige Lage langgestreckter, dichtgedrängter intermediärer Zellen, welche sich vor den Zellen des inneren Schmelzepithels, abgesehen von ihrer entgegengesetzten Längsrichtung, auch durch eine schwächere Färbung auszeichnen und bei schwacher Vergrößerung das Aussehen eines hellen, dem inneren Schmelzepithel aufliegenden Streifens haben. Der weitaus größte Binnenraum des Schmelzorgans wird ausgefüllt von den Zellen der Sternzellenschicht, die in ausgeprägter Weise entwickelt ist. Sie bildet ein weites Maschenwerk typischer sternförmiger Zellen mit langen, untereinander anastomosierenden Fortsätzen, die buccalwärts bis zu den Zellen des äußeren Schmelzepithels reichen, dagegen nach der lingualen Seite und besonders nach der Oberfläche hin an die eingewucherten kubischen Deckepithelzellen grenzen.

Außerdem finden wir bei dieser Zahnanlage inmitten der Zellen der Schmelzpulpa eine eigentümliche Anhäufung von kubisch ge-

stalteten und konzentrisch angeordneten Zellen, auf deren Besprechung ich im folgenden etwas ausführlicher eingehen möchte. Da die Serienschnitte nicht ganz genau in der Frontalebene verlaufen, so läßt sich diese Anhäufung von den Zellen des inneren Schmelzepithels an durch die Zellen der Schmelzpulpa hindurch bis zu den Zellen des äußeren Schmelzepithels über 26 Schnitte hin verfolgen. Im voraus sei bemerkt, daß die Zellen der Anhäufung eine schwächere Färbung aufweisen als die Zellen der Schmelzepithelien. Auf dem Schnitt 353 gewahrt man, daß das innere Schmelzepithel an einer Stelle sich ein wenig in die Schmelzpulpa hinein eingezogen hat und daß sich in nächster Umgebung der eingezogenen Stelle im Stratum intermedium eine Verdichtung von nicht genau definierbaren Zellen gebildet hat. Im folgenden Schnitt bemerkt man eine kleine Hervorragung des inneren Schmelzepithels in entgegengesetzter Richtung nach der Papille hin, welche veranlaßt wird von der unmittelbar darüber gelegenen und jetzt deutlicher erkennbaren Anhäufung kubischer Zellen, deren ovale Kerne mit den sichtbaren Chromatinkörnchen wesentlich von den langgestreckten Kernen der intermediären Zellen verschieden sind. Über der Anhäufung ziehen die oberflächlichen Zellenlagen des Stratum intermedium noch in geschlossener Reihenfolge hin. In den nächsten Schnitten rückt der Zellenkomplex immer weiter in die Schmelzpulpa hinein zum äußeren Schmelzepithel vor. Die Zellen beginnen sich konzentrisch anzuordnen, ihre Trennung von den Zellen des inneren Schmelzepithels, welches anfänglich noch ein wenig vorgebuchtet erscheint, wird von Schnitt zu Schnitt deutlicher. Gleichzeitig tritt auch die Vorwölbung des inneren Schmelzepithels immer mehr zurück, bis sie nach wenigen Schnitten gänzlich verschwunden ist. Der Schnitt 364 hat den Zellenkomplex in der Mitte der Schmelzpulpa und in seiner größten Ausdehnung getroffen. Die konzentrische Anordnung der einzelnen Schichten tritt hier klar zutage. Im Innern befinden sich die bereits erwähnten kubischen Zellen, am äußersten Rande beobachten wir lang ausgezogene, spindelförmige Zellen, die mit den Zellen der umliegenden Sternzellenschicht sehr große Ähnlichkeit besitzen. Vom inneren Schmelzepithel hat sich der Zellenkomplex nunmehr völlig losgelöst; die intermediäre Schicht verläuft jetzt wieder kontinuierlich unmittelbar über der Lage des inneren Schmelzepithels. Vom äußeren Schmelzepithel ist der Zellenkomplex noch vollständig abgegrenzt. Betrachten wir jetzt die folgenden Schnitte, so sehen wir, daß der Zellenkomplex sich allmählich dem äußeren Schmelzepithel nähert. Je näher er aber an das äußere Schmelzepithel heranrückt,

desto geringer wird sein Umfang. Nach und nach verschwinden die äußeren Zellenlagen, dann werden auch die mittleren Zellen an Anzahl geringer, bis der Zellenkomplex endlich unter der Lage des äußeren Schmelzepithels neben den aus dem Deckepithel stammenden Zellen sich vollständig verliert und auf dem Schnitt 382 nicht in der geringsten Andeutung mehr wahrzunehmen ist. Die wirkliche Gestalt dieses Zellenkomplexes stellt im Zusammenhang, wie man sich bei Vergleichung der einzelnen Schnitte leicht vergegenwärtigen kann, einen Cylinder dar, von welchem auf den Schnitten schräge Querschnitte zu sehen sind. Leider vermochte ich über die eigentliche Bedeutung des Zellenkomplexes mir keine völlige Klarheit zu verschaffen, weil er nur bei den Anlagen der ersten Molaren dieses Embryo in ein und demselben Entwicklungsgrad vorkommt. Man könnte zunächst daran denken, ihn für eine Bindegewebseinwucherung zu halten; doch müßte bei einer solchen der Durchbruch durch das äußere Schmelzepithel sich nachweisen lassen; in dieser Zahnanlage verläuft jedoch das äußere Schmelzepithel mit nur äußerst geringen Unterbrechungen kontinuierlich über den Zellenkomplex hin. Auch würde eine Bindegewebseinwucherung nicht in einer ausgesprochen geraden Richtung und in gleichbleibender, verhältnismäßig geringer Breite durch die Schmelzpulpa bis zum inneren Schmelzepithel hinziehen. Mit größerer Wahrscheinlichkeit könnte man den Zellenkomplex als einen letzten Rest kubischer Zellen ansprechen, welche sich bis zu diesem Entwicklungsstadium inmitten der Schmelzpulpa erhalten haben; man müßte dann annehmen, daß die Differenzierung der Schmelzpulpazellen zu den sternförmigen Zellen von der Peripherie allmählich nach der Mitte zu fortschreitet; unerklärlich bleibt dennoch, selbst wenn diese Annahme zutreffen sollte, die gleichmäßig cylinderförmige Gestalt der Anhäufung. Jedenfalls werden fernere Untersuchungen von Zahnanlagen jüngerer und älterer *Orycteropus*-Embryonen notwendig sein, um diese eigentümliche Erscheinung aufzuklären.

Die Papille, welche von den abgerundeten Umschlagstellen des Schmelzorgans ein wenig eingeschnürt wird, weist im Vergleich zu den vorhergehenden Zahnanlagen keine Besonderheiten auf.

Der soeben beschriebenen Zahnanlage des ersten Molaren sieht die nächste Anlage des zweiten permanenten Molaren außerordentlich ähnlich. Auch sie wird durch ihren weit ausgedehnten Umfang, durch die große Anzahl der sie treffenden Schnitte als Anlage eines permanenten Zahnes gekennzeichnet. Der Entwicklungsgrad ist bei dieser Zahnanlage ein wenig niedriger als bei der vorhergehenden Zahn-

anlage, weil die Zahnleiste nach der Bildung der ersten Molarenanlage über diese hinweg weiter nach hinten gewachsen ist und dann erst die Anlage des zweiten Molaren hat entstehen lassen. Dementsprechend geht die Zahnleiste in noch größerer Ausdehnung in der Bildung des Schmelzorgans auf, bald nachdem sie als direkte Fortsetzung der basalen Cylinderzellenschicht des Mundhöhlenepithels sich breit in das Mesoderm eingestülpt hat. Auch bei dieser Zahnanlage ist eine große Menge von kubischen Plattenepithelien mit den basalen Cylinderzellen in die Tiefe verlagert worden. Die linguale Zellenreihe der Zahnleiste verläuft in einem buccalwärts offenen Bogen, welcher die linguale Seite des äußeren Schmelzepithels bildet, in das Mesoderm. Die Zellen besitzen die typische vollkommen cylindrische Gestalt und sind am unteren Ende des lingualen Abschnitts kurz vor der Umschlagstelle sogar in mehreren Lagen übereinandergeschichtet. Die buccale Zellenreihe läßt nahe unter ihrer Ausgangsstelle aus dem Mundhöhlenepithel zwei große, breite Epithelsprossen hervortreten, durch welche der obere Teil der Zahnleiste ein ziemlich breites Aussehen erhält. Bald nähert sich aber die buccale Zellenreihe auf eine kurze Strecke wieder der lingualen Zellenreihe und geht dann in einem großen Bogen verlaufend zur Bildung der buccalen Seite des äußeren Schmelzepithels über. Die cylindrische Gestalt und die regelmäßig geordnete Lage ihrer Zellen hat sich außerordentlich deutlich erhalten im Vergleich zu der bereits defekt gewordenen buccalen Zellenreihe der vorhergehenden Zahnanlagen. Bemerkenswert ist noch eine von der Mitte der buccalen Zellenreihe aus nach der Basis des Schmelzorgans zu verlaufende zipfelartige Ausstülpung, die an ihrer Ausgangsstelle ein wenig eingeschnürt ist, während ihr äußerstes Ende kolbig verdickt ist und fast ausschließlich sich aus regellos angehäuften Cylinderzellen zusammensetzt. Das innere Schmelzepithel verläuft in einem etwas flacheren Bogen als bei der vorherigen Zahnanlage. Seine Cylinderzellen sind ein wenig höher und schmäler als die Cylinderzellen des äußeren Schmelzepithels; in einschichtiger Lage stehen sie eng aneinander gepreßt, in der Nähe der Umschlagränder sind sie in zwei Lagen übereinander geschichtet, wie wir dies auch bei der ersten Molarenanlage wahrnehmen konnten. Die Zellen der Schmelzpulpa haben sich noch nicht in demselben vollkommenen Maße zu den Zellen des Stratum intermedium und der Sternzellenschicht umgeformt, wie in der Schmelzpulpa der Anlage des ersten Molaren. Die Zellen des Stratum intermedium haben zwar bereits eine längliche Gestalt und sind auch mit ihrer Längsachse quer zu den Zellen des inneren Schmelzepithels ge-

stellt, aber sie besitzen verschiedentlich kleine Fortsätze und Ausläufer, so daß sie den Zellen der Sternzellenschicht außerordentlich ähneln. Die Sternzellenschicht nimmt im großen und ganzen nur die untere Hälfte der Schmelzpulpa ein; sie besteht aus den charakteristischen sternförmigen Zellen, die an einzelnen Stellen besonders gelockert erscheinen. Nach unten zu setzt sich die Sternzellenschicht in den buccalen Abschnitt des Schmelzorgans fort, dessen Inneres sie zum größten Teil ausfüllt. Der übrige Raum der Schmelzpulpa wird von kubischen, kaum differenzierten Zellen ausgefüllt. Diese im Vergleich zur ersten Molarenanlage noch nicht zur Vollendung gekommene Differenzierung der Schmelzpulpazellen zu intermediären und sternförmigen Zellen beweist schon zur Genüge, daß die vorliegende Zahnanlage des zweiten Molaren einen niedrigeren Entwicklungszustand besitzt und sich später angelegt hat als die vorhergehende Anlage des ersten Molaren.

Die Papille besitzt in ihrem geringen Entwicklungsstadium noch keine erwähnenswerten Eigenschaften.

Nach völligem Aufhören dieser zweiten Molarenanlage läßt sich die Zahnleiste in der Serie noch über eine beträchtliche Anzahl von Schnitten weiter nach dem Ende des Kieferwalles zu verfolgen. Sie zeigt jedoch noch nicht die geringste Andeutung für die Bildung des dritten Molaren; nach und nach wird sie kürzer und gedrungener, bis sie schließlich nur noch eine minimale Einstülpung der basalen Cylinderzellenschicht des Mundhöhlenepithels darstellt.

### 2. Die zehn vorderen Zahnanlagen des Unterkiefers.

Wie ich bereits ausführte, weisen die vorderen rudimentären Zahnanlagen des Unterkiefers einen äußerst geringen Entwicklungszustand auf, so daß ihre Beschreibung einen wesentlich kleineren Raum in Anspruch nimmt. Über die Zusammensetzung der rudimentären Zahnanlagen ist im allgemeinen zu bemerken, daß das Schmelzorgan derselben nicht viel mehr als eine Verbreiterung des Zahnleistenendes darstellt, welches mit einer geringen Einbuchtung eine Zahnpapille umfaßt, in der eine geringe Zellvermehrung eingetreten ist. Bei einigen Zahnanlagen ist die Bildung des Zahnsäckchens in den allerersten Stadien wahrzunehmen, indem das Bindegewebe in wenigen konzentrischen Lagen die Zahnanlagen gänzlich umzieht.

Schon in den ersten, die Spitze des Unterkiefers treffenden Schnitten nimmt man wahr, daß das Epithel der Mundschleimhaut sich

anschickt, in zunächst horizontaler Richtung nach der lingualen Seite in das Mesoderm einzuwachsen. Infolge einer mechanischen Verletzung des Objektes finden sich auf den ersten Schnitten leider kleine Risse, welche den Verlauf der Zahnleiste nicht immer mit der gewünschten Genauigkeit verfolgen lassen. Man kann jedoch beobachten, daß die Zahnleiste sich mehr und mehr nach der lingualen Seite hin verlängert und dann einen Ausläufer in nahezu senkrechter Richtung in die Tiefe entsendet. Zunächst schwillt dieser in die Tiefe wachsende Abschnitt der Zahnleiste besonders an dem lingualen Rande seines unteren Endes kolbenartig an; schon bald stülpt sich in diese Verdickung in Gestalt verdichteter Mesodermzellen die Papille ein und zwar auffallenderweise von der lingualen nach der buccalen Seite hin. Ihr mittlerer Durchschnitt ist auf Schnitt 598 B. 8 der Serie getroffen. Besonders merkwürdig ist die durch die nach der buccalen Seite eingestülpte Papille bedingte horizontale Lage der Zahnanlage, deren Seitenflächen infolgedessen parallel zu der Oberfläche des Mundhöhlenepithels verlaufen. Eine bestimmte Gestalt und Anordnung der verschiedenen Zellenarten der Zahnanlage ist bei ihrem rudimentären Zustand nicht wahrzunehmen. Von einem charakteristischen Schmelzorgan kann hier, wie auch bei den folgenden rudimentären Zahnanlagen, kaum die Rede sein. Die Zellen des äußeren Schmelzepithels, welche gleichzeitig die Randzellen der Zahnleiste darstellen, und die der Papillenoberfläche unmittelbar aufliegenden inneren Schmelzepithelzellen besitzen eine annähernd cylindrische Form. Die durch die oben erwähnten Risse beschädigte Schmelzpulpa läßt trotzdem erkennen, daß sie ausschließlich aus kubischen Elementen zusammengesetzt ist. Die Papille besitzt eine rundliche Gestalt und hat sich bereits soweit eingestülpt, daß sie von den noch keineswegs zugespitzten Enden der seitlichen Abschnitte des Schmelzorgans leicht eingeschnürt wird. Zwischen den oberflächlichen Zellen der Papille und den Zellen des inneren Schmelzepithels bemerkt man gleichsam als Begrenzungslinie einen äußerst dünnen Saum, dem ein bestimmter Charakter wohl nicht beigelegt werden kann. Oberhalb der Zahnanlage befindet sich an der lingualen Seite der Zahnleiste ein stumpfer Epithelfortsatz.

Nach wenigen Schnitten schwindet diese Zahnanlage und bereits Schnitt 583 B 8 (Fig. 6, Taf. XXII) zeigt eine neue Zahnanlage. Die Zahnleiste verläuft in einem kurzen Bogen in die Tiefe, ohne jedoch den bei der vorhergehenden Anlage vorhandenen lingualen Epithelfortsatz zu entsenden; ihre buccale Zellenreihe läßt sich nur undeutlich verfolgen. Die Zahnanlage selbst gleicht in ihrem Entwicklungsgrad,

ihrer Gestalt und Lage fast genau der vorigen. Sie ist von ihr dadurch verschieden, daß die Papille vom Schmelzorgan nicht eingeschnürt wird, so daß dieselbe an der Basis breiter erscheint als an der Oberfläche. Die linguale Seite und die Oberfläche der Papille ist durch einen künstlichen Spaltraum von dem inneren Schmelzepithel getrennt, ihre buccale Seite hängt jedoch fest mit diesem zusammen. Die Zellen der Zahnanlage weisen ebenfalls nicht die geringste Differenzierung auf.

Auch auf diese Zahnanlage folgt schon bald eine andre Zahnanlage, welche auf Schnitt 556 B 7 sichtbar wird und eine noch geringere Ausdehnung und einen unvollkommeneren Entwicklungsgrad besitzt als die beiden vorhergehenden Zahnanlagen. Die Zahnleiste verläuft in ihrem oberen Abschnitt wellenförmig. Die Papille hat sich nur unbedeutend von der lingualen Seite schräg nach oben und nach der buccalen Seite eingestülpt. Buccalwärts befindet sich am tiefsten Ende der Zahnleiste ein kleiner Epithelfortsatz, der möglicherweise das freie Ende der Zahnleiste darstellt und dadurch dokumentiert, daß die Zahnanlage zur ersten Dentition gehört.

Auf Schnitt 516 B 7 sehen wir schon wieder eine fast genau der vorhergehenden gleichende Zahnanlage. Vielleicht ist es der Erwähnung wert, daß sich die Zahnleiste etwas tiefer in das Mesoderm eingesenkt hat, daß ihre buccalen Randzellen sehr wenig ausgeprägt sind und daß sowohl lingualwärts als auch buccalwärts über der Zahnanlage ein minimaler Epithelfortsatz sich befindet.

Die folgende (in Schnitt 462 B 6 sichtbare) Zahnanlage ist von allen Anlagen die kleinste und unvollkommenste. Einigermaßen deutlich tritt der Abstand der winzigen, nach der buccalen Seite hin eingestülpten Papille vom Schmelzorgan hervor. Der dem Mundhöhlenepithel am nächsten liegende Abschnitt des Schmelzorgans scheint durch eine Bindegewebseinwucherung von der Zahnleiste völlig getrennt zu sein, während der untere Abschnitt mit dem tiefsten Ende der Zahnleiste in innigem Zusammenhang steht. Oberhalb der Zahnanlage entsendet die Zahnleiste von ihrer lingualen Seite eine Epithelsprosse aus.

Die Zahnanlage des Schnittes 415 B 6 ist in gleicher Weise wenig differenziert und unvollkommen entwickelt wie die drei ersten Zahnanlagen. Sie unterscheidet sich von ihnen nur dadurch, daß sie dicht unter dem Mundhöhlenepithel liegt, und daß die Papille sich von der Tiefe aus senkrecht in das Schmelzorgan eingestülpt hat. Das Schmelzorgan macht einen außerordentlich rudimentären Eindruck, nur die niedrigen Cylinderzellen des inneren Schmelzepithels sind mit einiger

Deutlichkeit nachweisbar. Von der lingualen Seite der Zahnleiste geht eine Epithelsprosse aus.

Auf einer etwas höheren Entwicklungsstufe steht die folgende Zahnanlage, deren mittlerer Durchschnitt auf Schnitt 373 B 6 getroffen und in Fig. 7 der Taf. XXII abgebildet ist. Sie liegt ebenfalls wie die vorige Zahnanlage unmittelbar unter dem Epithel der Mundschleimhaut. Die schräg nach oben und nach der buccalen Seite hin eingestülpte Papille wird buccalwärts von dem buccalen Abschnitt des Schmelzorgans, dessen Umschlagstelle ziemlich spitz zuläuft, um ein geringes eingeschnürt. Von den Zellenschichten der Zahnanlage sind allein die Cylinderzellen des inneren Schmelzepithels charakteristisch ausgeprägt.

Die nächste Zahnanlage des Schnittes 324 B 5 bietet wiederum einen geringeren Entwicklungszustand dar. Die in senkrechter Richtung tief in das Schmelzorgan eingestülpte Papille erscheint auf mittleren Schnitten seitlich stark komprimiert und länglich, beinahe spitz zulaufend, während sie auf den Anfangs- und Endschnitten als rundes und breites Gebilde in die Erscheinung tritt. Von den Zellen des Schmelzorgans sind die niedrigen Cylinderzellen des inneren Schmelzepithels einigermaßen deutlich wahrnehmbar. Lingualwärts fällt eine längliche, horizontal verlaufende Epithelsprosse auf.

Einen sonderbaren Eindruck macht die folgende Zahnanlage des Schnittes 272 B 4 (Fig. 8 der Taf. XXII). Diese Zahnanlage liegt nicht in der Frontalebene, vielmehr scheint die Papille sich in schräger Richtung nach der Spitze des Kiefers und nach oben eingestülpt zu haben. Jedenfalls sieht man auf dem mittleren Durchschnitt die in die Tiefe gewucherte Zahnleiste, welche sich anscheinend nach der lingualen Seite zu dem ein wenig spitz zulaufenden Zahnleistenende differenziert hat. Buccalwärts steht in lockerem Zusammenhang mit ihr ein Epithelfortsatz. Ohne jegliche Verbindung mit der Zahnleiste bemerkt man zwischen dem Zahnleistenende und dem buccalen Fortsatz einen trapezförmigen, am unteren Ende etwas eingebuchteten Abschnitt des Schmelzorgans. Die Zellen der unteren eingebuchteten Lage setzen sich nach der Tiefe zu kreisförmig fort; in der Mitte des von den Zellenkreisen gebildeten Hohlraums liegt ein kleiner isolierter kreisrunder Durchschnitt der Papille. Auf der andern Kieferhälfte habe ich ein entsprechendes Gebilde nicht finden können, so daß ich nicht mit unbedingter Sicherheit dieses eigentümliche Gebilde als Zahnanlage deuten möchte.

Die letzte der vorderen Zahnanlagen, deren mittlerer Durchschnitt

auf Schnitt 222 B 4 (Fig. 9 der Taf. XXII) getroffen ist, hat von allen rudimentären Zahnanlagen den höchsten Entwicklungsgrad erreicht; sie stellt das Übergangsstadium der rudimentären Zahnanlagen zu den Anlagen der Milchpraemolaren dar, wenn ihr Größenumfang auch noch ein ziemlich geringer ist. Das Schmelzorgan dieser Zahnanlage hängt noch vollständig mit der Zahnleiste zusammen. Die Cylinderzellen des inneren Schmelzepithels und der Umschlagränder sind vollkommen charakteristisch ausgeprägt. Das äußere Schmelzepithel verläuft schon nicht mehr in gänzlich geordnetem Zusammenhang. Die kubischen Zellen der Schmelzpulpa zeigen vereinzelt schwache Andeutungen ihrer Umbildung zu sternförmigen Zellen. Es ist bemerkenswert, daß die Papille sich in normaler Weise, leicht nach der lingualen Seite hingeneigt, in das Schmelzorgan eingestülpt hat. An der Basis wird die Papille von den abgerundeten Umschlagstellen des Schmelzorgans leicht eingeschnürt. An der lingualen Seite der Zahnanlage tritt das freie Zahnleistenende deutlich in die Erscheinung, buccalwärts befindet sich eine kleine Epithelsprosse.

### 3. Die sechs letzten Zahnanlagen des Oberkiefers.

Ehe ich an die Beschreibung der sechs letzten Zahnanlagen des Oberkiefers herantrete, möchte ich im voraus darauf hinweisen, daß die Zahnleiste in sämtlichen Zahnanlagen vom Mundhöhlenepithel entweder bereits vollständig getrennt ist oder mit demselben nur in lockerem Zusammenhang steht, daß sie aber niemals auch nur annähernd so deutlich ihren Ursprung aus den basalen Cylinderzellen erkennen läßt wie bei den Zahnanlagen des Unterkiefers.

Die noch wenig entwickelte Anlage des ersten Milchpraemolaren (E 24. 1110) (Fig. 10 auf Taf. XXII), zeigt so große Ähnlichkeit mit der entsprechenden Zahnanlage im Unterkiefer, daß eine ausführlichere Besprechung unnötig erscheint. Höchstens wäre es erwähnenswert, daß das Entwicklungsstadium dieser Zahnanlage im Verhältnis zur Unterkieferzahnanlage ein wenig weiter fortgeschritten ist. Das innere Schmelzepithel zeigt auf seiner oberflächlichen Lage etwas tiefere Einknickungsstellen, so daß es hier in einem schwach konvexen Bogen verläuft und auf den seitlichen Abschnitten des Schmelzorgans länger erscheint. Dementsprechend besitzt auch die Papille auf ihrer Oberfläche zwei ausgeprägtere, stumpfe Hervorragungen, welche bei der Zahnanlage im Unterkiefer nur angedeutet sind. Die einzelnen Zellen des äußeren und inneren Schmelzepithels sowie der Schmelzpulpa weisen

denselben unvollkommenen Entwicklungsgrad auf. Zum Unterschied wäre vielleicht noch das Vorhandensein einiger spärlicher Bindegewebseinwucherungen hervorzuheben, welche auf der buccalen Seite des äußeren Schmelzepithels kleine Einfaltungen hervorrufen.

Auch die folgende Anlage des zweiten Milchpraemolaren (E 27. 1238) (Fig. 11 auf Taf. XXIII) gleicht im allgemeinen der korrespondierenden Zahnanlage des Unterkiefers, weist jedoch einige Unterschiede auf, welche auf ihren höheren Entwicklungsgrad zurückzuführen sind. Die Zahnleiste, welche nur an einer Stelle mit dem Mundhöhlenepithel in äußerst lockerer Verbindung steht, endet auch hier neben der beinahe abgeschnürten Zahnanlage herlaufend als Zahnersatzleiste und charakterisiert diese Zahnanlage einwandfrei als Milchzahnanlage. Im Gegensatz zur Zahnanlage des Unterkiefers läßt sich auch die buccale Zellenreihe der Zahnersatzleiste deutlich verfolgen. An ihrem unteren Rande ist noch keine kolbige Verdickung wahrzunehmen, die angrenzenden Bindegewebszellen zeigen dagegen an der lingualen Seite der Zahnersatzleiste eine geringe Verdichtung. Das Schmelzorgan hängt mit der Zahnleiste noch durch eine Verbindungsbrücke zusammen, die an der buccalen Seite der Zahnleiste schmal ansetzt und dann sich verbreiternd in die Epithellagen des Schmelzorgans übergeht. Was das Schmelzorgan selbst angeht, so besitzt es im allgemeinen dieselben Eigentümlichkeiten wie dasjenige der Unterkieferzahnanlagen. Es zeigt in geschlossener Reihenfolge verlaufende innere Schmelzepithelzellen von ausgesprochener Cylindergestalt und weniger zusammenhängende und niedrigere äußere Schmelzepithelzellen. An den beiderseitigen schwach abgerundeten Umschlagstellen bemerken wir wieder eine dichtere Stellung der Randzellen. Auf dem buccalen Abschnitt und auf der Oberfläche des Schmelzorgans verläuft das äußere Schmelzepithel nicht in einem kontinuierlichen Bogen, sondern durch gerade einsetzende Einwucherungen von Bindegewebszellen ist es an einzelnen Stellen in die Zellenlagen der Schmelzpulpa eingestülpt worden. Ein Stratum intermedium ist bei dieser Zahnanlage in zwei- bis dreischichtiger Lage vorhanden und läßt sich bis in die Umschlagstellen hinein verfolgen. Über dem Stratum intermedium finden wir eine wohl ausgebildete Sternzellenschicht, deren Zellen infolge der oben erwähnten Einfaltungen des äußeren Schmelzepithels buccalwärts etwas zusammengedrängt erscheinen. Im Gegensatz zur entsprechenden Zahnanlage des Unterkiefers finden wir hier schon eine Andeutung jener eigentümlichen Anhäufung kubischer Zellen, die wir schon bei der Anlage des ersten Molaren im Unterkiefer

beschrieben haben, und welche in noch etwas vollendeterer Ausbildung die Anlage des ersten Molaren im Oberkiefer zeigen wird. In dem Schnitt 1234 treten zunächst in der Schmelzpulpa direkt über dem inneren Schmelzepithel vereinzelte schwächer gefärbte Zellen auf, die etwas größer als die Zellen der Umgebung sind. In den folgenden Schnitten ordnen sich diese Zellen zu einem runden Komplex an, ohne jedoch die regelmäßige konzentrische Anordnung aufzuweisen wie bei den Anlagen der Molaren. Eine durch den Zellenkomplex verursachte minimale Vorstülpung des inneren Schmelzepithels, welche Hand in Hand mit dem Vorrücken des Zellenkomplexes zum äußeren Schmelzepithel schwindet, ist hier ebenfalls sichtbar vorhanden. Schon auf Schnitt 1242 sind die Zellen des Komplexes von den durch das einwuchernde Bindegewebe vorgestülpten Zellen des äußeren Schmelzepithels nicht mehr deutlich zu unterscheiden. Endlich ist die vorliegende Zahnanlage der entsprechenden Zahnanlage des Unterkiefers noch insofern voraus, als es bei ihr schon zu einer geringen Absonderung von Dentin gekommen ist. Bei starker Vergrößerung gewahrt man auf der Oberfläche der Papille einen schmalen strukturlosen Saum, welcher die allererste Schicht des abgelagerten Dentins darstellt. Die Odontoblasten hängen an der buccalen Seite vollständig, an der lingualen Seite teilweise mit den Zellen des inneren Schmelzepithels fest zusammen. Von der oberen Lage des inneren Schmelzepithels sind die Odontoblasten infolge eingetretener Schrumpfungsvorgänge durch einen Spaltraum getrennt. Hier war das Dentin in noch nicht genügender Stärke abgelagert, als daß es im Zusammenhang mit den Odontoblasten der Einwirkung der Reagentien hätte widerstehen und dem inneren Schmelzepithel hätte anhaften können. Übrigens ist die beginnende Lockerung zwischen den Odontoblasten und den unter ihnen liegenden Zellen der Papille, wie wir sie in ausgeprägter Weise bei der Anlage des Unterkiefers beobachtet haben, bereits schwach angedeutet.

Die Anlage des dritten Milchpraemolaren (E 29. 1297) (Fig. 12 auf Taf. XXIII), hat mit der korrespondierenden Anlage des Unterkiefers wieder außerordentlich große Ähnlichkeit, so daß es sich erübrigt, näher auf sie einzugehen. Es sei erwähnt, daß die dreiteilige Zipfelung des Schmelzorgans noch ein wenig deutlicher ausgeprägt ist, die Einschnürungen etwas tiefer in die Schmelzpulpa hineinragen und die entsprechenden Erhebungen der Papille demzufolge erhabener sind. Ein fernerer Unterschied besteht darin, daß der Ursprung der Zellen der Zahnleiste aus der basalen Cylinderzellenschicht des Mund-

höhlenepithels sich überhaupt nicht mehr nachweisen läßt, sondern daß die Zahnleiste mit ihren beiden Zellenreihen eine kurze Strecke dicht unter dem Kieferepithel nach der lingualen Seite hin verläuft und sich dann erst in das Mesoderm einsenkt. Die Zellen des äußeren und inneren Schmelzepithels, der Schmelzpulpa und der Papille verhalten sich in Gestalt und Lage genau wie die Zellen der Unterkieferzahnanlage.

Die nächste Anlage des vierten Milchpraemolaren (E 31. 1397), ist ebenso, wie die entsprechende Zahnanlage im Unterkiefer, deutlich als Milchzahnanlage gekennzeichnet. Die Zahnleiste, deren Zusammenhang mit der basalen Cylinderzellenschicht des Mundhöhlenepithels nur an zwei Stellen schwach angedeutet ist, dringt in einem etwas gewundenen Verlaufe in das Mesoderm ein, wobei sich ihre beiden Reihen mit den quergestellten Cylinderzellen deutlich verfolgen lassen. Die buccale Zellenreihe läßt aus ihrem unteren, dem Schmelzorgan am nächsten liegenden Teil einige mehr oder weniger längliche Epithelsprossen hervortreiben. Unter diesen Epithelsprossen befindet sich eine noch wenig durchlöcherte Verbindungsbrücke, welche in ziemlicher Breite von der Zahnleiste entspringt und sich verschmälernd in das äußere Schmelzepithel übergeht. Lingualwärts von der Zahnanlage zieht die Zahnleiste noch ein beträchtliches Stück weiter in die Tiefe und endet als typische Zahnersatzleiste. Ihre linguale Reihe besteht auch hier aus charakteristischen cylindrischen Zellen, ihr unterer Rand, an dem noch keine kolbige Verdickung wahrzunehmen ist, weist unregelmäßig gestaltete Zellen auf, welche sich in die niedrigeren Cylinderzellen der buccalen Reihe fortsetzen. Im Inneren der Zahnersatzleiste finden wir wieder unregelmäßige Epithelzellen. Die Mesodermzellen des benachbarten Bindegewebes stehen an einzelnen Stellen schon dichter beisammen, nicht so sehr am untersten Rande der Zahnersatzleiste, als vielmehr an ihrer medialen Seite. Die Zahnanlage selbst ist noch nicht ganz so weit entwickelt wie die korrespondierende Anlage im Unterkiefer, wenn sie auch einen etwas größeren Umfang besitzt. Die Papille hat sich weniger tief in das Schmelzorgan eingestülpt; sie beginnt allerdings schon, sich zu der eigentümlichen ellipsenförmigen Gestalt zuzuspitzen, die wir bei der Unterkieferzahnanlage beobachtet haben, und hat bereits die Form eines annähernd stumpfen Kegels angenommen. Eine Ablagerung von Dentin hat noch nicht stattgefunden, dagegen haben die Odontoblasten angefangen, sich regelmäßig anzuordnen und zur Dentinbildung vorzubereiten. Aus diesem Grunde ist es zu erklären, daß bei dieser Zahnanlage kein Spalt-

raum zwischen dem Schmelzorgan und der Papille vorhanden ist, da die Odontoblasten mit ihren undeutlich wahrnehmbaren Fortsätzen den Zellen des inneren Schmelzepithels schon innig anhaften. An verschiedenen Stellen können wir aber bereits die beginnende Lösung der Odontoblasten von den unmittelbar unter ihnen gelegenen Zellen der Papille bemerken. Endlich spricht für den niedrigeren Entwicklungsgrad der Zahnanlage noch die Tatsache, daß die Schmelzpulpa nur in geringem Maße atrophische Erscheinungen aufweist. Die Sternzellenschicht, die in großer Ausdehnung zu verfolgen ist, bietet keine Besonderheiten dar, ebensowenig die intermediäre Schicht und das innere Schmelzepithel. Die Zellen des äußeren Schmelzepithels verlaufen auf der lingualen und buccalen Seite des Schmelzorgans in geschlossener Reihenfolge, dagegen ist das äußere Schmelzepithel auf der Oberfläche von eindringenden Bindegewebszügen schon eingebuchtet und teilweise durchlöchert. Besonders tief stülpt eine Bindegewebseinwucherung direkt neben der Ansatzstelle der Verbindungsbrücke das äußere Schmelzepithel in die Schmelzpulpa ein, so daß der linguale etwas spitz zulaufende Abschnitt des Schmelzorgans kleiner und schmäler erscheint als der abgerundete buccale Abschnitt.

Die Anlage des ersten permanenten Molaren (E 36. 1582) (Fig. 13 auf Taf. XXIII) zeigt mit der entsprechenden Zahnanlage des Unterkiefers eine sehr große Ähnlichkeit in ihrer Gestaltung, steht aber in ihrem Entwicklungsstadium ein wenig hinter dieser zurück. Die Zahnleiste, welche sich von der basalen Cylinderzellenschicht des Mundhöhlenepithels gerade losgelöst hat, läuft unter Bildung kleiner, von ihrer buccalen Zellenreihe ausgehender Epithelsprossen in nahezu senkrechter Richtung in das Mesoderm. Ihre linguale Zellenreihe, die sich durch eine etwas stärkere Färbung hervorhebt, geht unmittelbar in das äußere Schmelzepithel des lingualen Abschnittes des Schmelzorgans über. Sie besteht aus charakteristischen cylindrischen Zellen, deren Höhe nach der Tiefe zu allerdings etwas abnimmt. Die Zellen der buccalen Reihe der Zahnleiste setzen sich kontinuierlich in die äußeren Schmelzepithelzellen der Oberfläche und des buccalen Abschnitts des Schmelzorgans fort. Auf der Oberfläche ist der Verlauf des äußeren Schmelzepithels ein wellenförmiger und weist hier und da Einstülpungen und sogar kleine Unterbrechungen auf, welche durch die bereits einwuchernden Bindegewebszüge hervorgerufen werden. Die Umschlagstellen der beiderseitigen seitlichen Abschnitte des Schmelzorgans laufen einigermaßen spitz zu, lingualwärts schickt sich die Umschlagstelle an, die Papille einzuschnüren. Die Zellen

des inneren Schmelzepithels besitzen die typische hohe Cylinderform und die reguläre Anordnung in derselben Weise, wie dies bei der Molarenanlage des Unterkiefers beschrieben wurde. Das Stratum intermedium ist als mehrschichtige Lage von langgestreckten Zellen deutlich ausgeprägt. Die Sternzellenschicht ist als weitmaschiges Netz verästelter, sternförmiger Zellen weit entwickelt; sie reicht bis in die Umschlagstellen hinein, in denen ihre Zellen allerdings weniger lange Fortsätze aufweisen. An der lingualen Seite der Zahnleiste, unmittelbar über der Stelle, an der die Differenzierung der Schmelzpulpazellen beginnt, befindet sich eine kleine, kurze Ausstülpung, welche offenbar das freie Ende der Zahnleiste darstellt. Man erkennt also, daß bei dieser Molarenanlage schon in einem frühen Stadium die Abschnürung des Schmelzorgans von der Zahnleiste sich vorbereitet. Begrenzt wird das freie Zahnleistenende von hohen cylindrischen Zellen, der Innenraum wird ausgefüllt von einer dichten Lage kubischer Zellen. Auch bei dieser Molarenanlage tritt inmitten der Schmelzpulpa jener eigenartige Zellenkomplex auf, den ich bei der korrespondierenden Molarenanlage des Unterkiefers ausführlich beschrieben habe. Da auch hier die Schnitte nicht genau in der Frontalebene liegen, läßt sich der Komplex über 28 Schnitte hin (von Schnitt 1572 bis Schnitt 1599) verfolgen. Unter denselben Erscheinungen wie bei der Unterkieferzahnanlage, rückt der Zellenkomplex von den Zellen des inneren Schmelzepithels aus, sich nach und nach vergrössernd, in die Schmelzpulpazellen vor, um schließlich unmittelbar unter der Lage des äußeren Schmelzepithels zu verschwinden. Auf dem Schnitt 1583 hat der Zellenkomplex seine größte Ausdehnung erreicht. Wir können hier wieder in der Mitte kubische Zellen, am Rande lang ausgezogene, in konzentrischen Lagen angeordnete spindelförmige Zellen unterscheiden. Über die Bedeutung des Zellenkomplexes kann ich, wie ich bereits bei Besprechung der entsprechenden Molarenanlage des Unterkiefers ausführte, leider keine befriedigende Erklärung geben.

Die Papille dieser Molarenanlage zeigt in ihrem jungen Entwicklungszustand im Vergleich mit der Unterkieferzahnanlage keinen Unterschied.

Der Entwicklungsgrad der Anlage des zweiten Molaren (E 43. 1797) (Fig. 14 auf Taf. XXIII) ist ebenfalls noch ein wenig jünger als bei der entsprechenden Molarenanlage im Unterkiefer. Die Zahnleiste steht mit der basalen Cylinderzellenlage des Mundhöhlenepithels nur in lockerem Zusammenhang. Unmittelbar neben der Ansatzstelle der Zahnleiste befindet sich buccalwärts eine rundliche Anhäufung von nie-

drigen Cylinderzellen. Die beiden Zellenreihen der Zahnleiste laufen nicht, wie bei der vorherigen Molarenanlage, anfangs nebeneinander her, sondern sie divergieren sofort weit auseinander, um ihre Zellen zur Bildung des äußeren Schmelzepithels des Schmelzorgans herzugeben. Die linguale Zellenreihe geht ohne jegliche Veränderung ihrer hohen Cylinderzellen in das äußere Schmelzepithel des lingualen Abschnitts des Schmelzorgans über, während die buccale Zellenreihe nach Bildung einiger kleiner Epithelsprossen in ihrer Fortsetzung das äußere Schmelzepithel der Oberfläche und des buccalen Abschnitts des Schmelzorgans bildet. Auf der Oberfläche und auf dem langgestreckten buccalen Abschnitt besitzen die äußeren Schmelzepithelzellen eine niedrigere cylindrische Form. In der Nähe der Umschlagstellen folgen die äußeren Epithelzellen nicht mehr in geordneter einschichtiger Lage aufeinander, sondern erscheinen ein wenig zusammengedrängt, auf der buccalen Seite in größerem Maße als auf der lingualen Seite. An den schmal abgerundeten Umschlagstellen nehmen die Randzellen ebenfalls eine dichtere Stellung ein. Das innere Schmelzepithel besitzt Zellen von der charakteristischen cylindrischen Gestalt. Unmittelbar über dem inneren Schmelzepithel liegt die wohl ausgebildete intermediäre Schicht. Die Sternzellenschicht ist noch nicht zur vollständigen Entwicklung gelangt; sie füllt in ihrer charakteristischen Ausbildung bloß die untere Hälfte der Schmelzpulpa aus und erreicht nur in den beiderseitigen Abschnitten das äußere Schmelzepithel. Der obere Teil der Schmelzpulpa wird noch von dicht gedrängten kubischen Zellen eingenommen, welche nur vereinzelt Anfänge der Differenzierung zu den Zellen der Sternzellenschicht zeigen. Von einer beginnenden Zerstörung des Schmelzorgans durch einwuchernde Bindegewebszellen ist bei dieser jungen Molarenanlage naturgemäß noch keine Andeutung vorhanden. Die Papille dieser Molarenanlage weist ebenfalls noch keinerlei bemerkenswerte Eigentümlichkeiten auf.

Die über diese zweite Molarenanlage hinaus auf eine große Anzahl von Schnitten sich weiter fortsetzende Zahnleiste läßt keineswegs ein Anzeichen für die Bildung eines dritten Molaren erkennen und verkleinert sich allmählich in derselben Weise wie im Unterkiefer.

### 4. Die acht vorderen Zahnanlagen des Oberkiefers.

Von den rudimentären Zahnanlagen des Oberkiefers gilt im allgemeinen das über die rudimentären Zahnanlagen des Unterkiefers Gesagte. Sie weisen dieselben rudimentären Erscheinungen ihrer einzelnen Zellen-

schichten auf, stehen jedoch auf einer ein wenig weiter fortgeschrittenen Entwicklungsstufe als die rudimentären Unterkieferzahnanlagen.

Die Zahnleiste tritt uns in ihrer ersten Andeutung bereits auf Schnitt E 6. 234 als minimale kugelförmige Einstülpung der Basalzellen des Mundhöhlenepithels entgegen. In den nächsten Schnitten verlängert sie sich nach der lingualen Seite ihn und verläuft eine Zeitlang parallel zu dem Mundhöhlenepithel. Ihre Zellen besitzen eine niedrige cylindrische Gestalt, sind jedoch ohne besondere Regelmäßigkeit angeordnet. Auf den folgenden Schnitten gewahrt man, daß die Zahnleiste sich allmählich von der basalen Cylinderzellenschicht des Mundhöhlenepithels loslöst, daß sie kürzer und gedrungener wird und daß sie schließlich nach der buccalen Seite hin einen Ausläufer entsendet, welcher bogenförmig in die Tiefe wächst und die erste rudimentäre Zahnanlage entstehen läßt. Auf Schnitt E 8. 339 (Fig. 15 auf Taf. XXIII) ist die Zahnanlage in ihrem mittleren Durchmesser getroffen. Sie macht einen äußerst rudimentären Eindruck. Das Schmelzorgan ist durch die spitz zulaufende Papille schräg nach oben und der buccalen Seite hin eingestülpt, so daß seine beiderseitigen Abschnitte ungefähr bis zur Basis der Papille reichen. Zwischen den Zellen des äußeren und des inneren Schmelzepithels macht sich ein kleiner Unterschied bemerkbar; die Zellen des inneren Schmelzepithels zeichnen sich im Gegensatz zu den Zellen des äußeren Schmelzepithels durch ihre etwas höhere cylindrische Gestalt, ihre gedrängtere Stellung und ihre größere Färbbarkeit aus. Die Schmelzpulpa dagegen zeigt nicht die geringste Differenzierung in eine intermediäre und Sternzellenschicht; sie setzt sich ausschließlich aus kubischen Zellen zusammen. Die Papille besteht durchweg aus rundlichen, dichtgedrängten Zellen. Merkwürdigerweise ist sie nicht durch einen künstlichen Spaltraum vom Schmelzorgan getrennt, sondern ihre äußersten Zellen hängen an einigen Stellen vermittels undeutlich wahrnehmbarer Fortsätze mit den inneren Schmelzepithelzellen zusammen. Bereits auf Schnitt 346 ist die Zahnanlage geschwunden. Schon allein aus der Ausdehnung der Zahnanlage über diese äußerst geringe Anzahl von Schnitten im Vergleich zu der weitgehenden Einstülpung der Papille kann man mit Sicherheit auf ihren rudimentären Charakter schließen.

Die zweite der rudimentären Zahnanlagen tritt uns in Schnitt E 10. 468 (Fig. 16 auf Taf. XXIII) entgegen. In besonderem Maße fällt, wie auch bei mehreren Unterkieferzahnanlagen, die horizontale Lage der Zahnanlage auf, welche dadurch bedingt ist, daß sich die Papille parallel zu dem Mundhöhlenepithel von der lingualen nach der buccalen

Seite hin eingestülpt hat. Die Zahnanlage ist in gleicher Weise wenig entwickelt, wie die vorhergehende. Obwohl das Schmelzorgan innig mit der Zahnleiste zusammenhängt, scheint die buccale obere Seite seines äußeren Schmelzepithels, dessen Zellen sich nicht kontinuierlich verfolgen lassen, von Bindegewebseinwucherungen bereits durchbrochen zu sein. Die Zellen des inneren Schmelzepithels besitzen eine wenig ausgesprochen cylindrische Gestalt; eine Differenzierung der Schmelzpulpa zu einem Stratum intermedium und einer Sternzellenschicht ist ebensowenig wie bei der vorherigen Zahnanlage auch nur angedeutet. Die etwas spitz zulaufenden Umschlagstellen schnüren die Papille an ihrer Basis leicht ein. Die äußersten Zellen der tief eingestülpten Papille haften dem inneren Schmelzepithel dicht an; sie sind jedoch keineswegs von den übrigen Zellen der Papille zu unterscheiden.

Die folgende Zahnanlage, deren mittlerer Durchschnitt auf Schnitt E 12. 551 fällt, ähnelt im großen und ganzen der vorhergehenden rudimentären Zahnanlage, sie ist dagegen ein wenig kleiner und weist einen noch etwas geringeren Entwicklungsgrad auf. Das äußere Schmelzepithel zeigt an keiner Stelle Unterbrechungen, sondern läßt sich in seiner ganzen Ausdehnung deutlich verfolgen. Die Papille erscheint an ihrer Basis sehr breit und ist von den Umschlagstellen des Schmelzorgans noch nicht eingeschnürt. Der linguale seitliche Abschnitt des Schmelzorgans ist äußerst kurz und spitz; der linguale Fortsatz der Zahnleiste ragt weit über ihn hinaus.

In noch größerem Maße rudimentär erscheint die nächste Zahnanlage, deren mittleren Durchschnitt Schnitt E 14. 618 enthält. Im Vergleich mit der vorhergehenden Zahnanlage weist sie nur unwesentliche Verschiedenheiten auf. Ihre Lage ist nicht mehr direkt horizontal, die Papille hat sich vielmehr schräg nach oben und nach der buccalen Seite hin in das Schmelzorgan eingestülpt. Auf den Seitenflächen steht die Papille mit dem inneren Schmelzepithel noch in inniger Verbindung, während sie auf der Oberfläche durch einen künstlichen Spaltraum getrennt ist. Die beginnende Abschnürung des Schmelzorgans von der Zahnleiste scheint neben dem lingualen Abschnitt angedeutet zu sein.

Auf einer höheren Entwicklungsstufe steht die Zahnanlage des Schnittes E 16. 718. Es ist besonders bemerkenswert, daß die Einstülpung der Papille in normaler Weise schräg nach oben und der lingualen Seite hin erfolgt ist, so daß die Zahnanlage ihre charakteristische Lage besitzt. Auf dem lingualen Abschnitt des Schmelzorgans verläuft

das äußere Schmelzepithel kontinuierlich; auf dem buccalen Abschnitt ist es infolge beginnender Bindegewebseinwucherungen teilweise etwas eingestülpt und läßt eine wenig ausgeprägte cylindrische Form seiner Zellen erkennen. Die Cylinderzellen des inneren Schmelzepithels besitzen dagegen ihre hohe, typische, cylindrische Gestalt; im buccalen Abschnitt des Schmelzorgans kann man schon eine geringe Lockerung der Schmelzpulpazellen und eine schwach angedeutete beginnende Differenzierung zu den Zellen der Sternzellenschicht erkennen. Die Papille, welche nur an der buccalen Seite mit dem inneren Schmelzepithel zusammenhängt, besteht ausschließlich aus rundlichen Zellen; an ihrer Basis befinden sich langgestreckte, konzentrisch angeordnete Bindegewebszellen, welche die ersten Bildungsstadien des Zahnsäckchens darstellen.

Auf Schnitt E 17. 780 zeigt sich uns eine der vorhergehenden äußerst ähnliche, ebenfalls weiter entwickelte rudimentäre Zahnanlage. Infolge der tiefen Einstülpung der Papille ist das innere Schmelzepithel dem äußeren dicht genähert; die Schmelzpulpa besteht aus einer schmalen Lage kubischer Zellen, welche im buccalen Abschnitt anfangen, sich zu sternförmigen Zellen umzubilden. Am äußersten Rande des etwas kürzeren lingualen Abschnitts befindet sich eine kleine Einstülpung, welche die Abschnürung des Schmelzorgans von der Zahnleiste vorzubereiten scheint.

Die folgende Zahnanlage in Schnitt E 19. 868 ist wiederum weniger weit entwickelt. Die Zellen des äußeren und inneren Schmelzepithels besitzen eine niedrige cylindrische Form. Das innere Schmelzepithel ist an zwei Stellen etwas eingeknickt, so daß man einen runden buccalen, einen runden mittleren und einen spitzen lingualen Zipfel unterscheiden kann. Die ziemlich senkrecht zum Mundhöhlenepithel wenig tief eingestülpte Papille besitzt zwei den Einknickungen des inneren Schmelzepithels entsprechende Hervorragungen, weist sonst aber keinerlei Eigentümlichkeiten auf.

Die letzte rudimentäre Zahnanlage des Schnittes E 21. 956 (Fig. 17 auf Taf. XXIII) hat unter allen rudimentären Zahnanlagen des Oberkiefers die größte Ausdehnung und den relativ weitesten Fortschritt in der Entwicklung erreicht; sie bildet in gleicher Weise, wie die letzte rudimentäre Zahnanlage des Unterkiefers, gewissermaßen das Übergangsstadium der rudimentären Zahnanlagen zu den Anlagen der Milchpraemolaren. Große Ähnlichkeit besitzt sie mit der fünften rudimentären Oberkieferzahnanlage (E 16. 718). Das innere Schmelzepithel besteht aus hohen Cylinderzellen, wohingegen das äußere Schmelz-

epithel niedrigere Cylinderzellen aufweist. Die Zellen der weitausgedehnten Schmelzpulpa haben zum größten Teil noch einen kubischen Charakter; in den beiderseitigen Abschnitten zeigen sich dagegen die ersten Andeutungen ihrer Differenzierung zu den Zellen der Sternzellenschicht. Eine Durchlöcherung des äußeren Schmelzepithels durch Bindegewebseinwucherungen hat noch nicht stattgefunden. Die weiteingestülpte, durchgehends von rundlichen Zellen zusammengesetzte Papille ist durch einen künstlichen Spaltraum fast gänzlich vom inneren Schmelzepithel getrennt.

## III. Schlussbetrachtungen.

Im Anschluß an die Beschreibung der einzelnen *Orycteropus*-Zahnanlagen möchte ich im folgenden noch in Kürze untersuchen, inwieweit meine Befunde sich mit den in der einschlägigen Literatur niedergelegten Untersuchungsergebnissen decken.

Zunächst muß ich hervorheben, daß sämtliche in einem frühen Entwicklungsstadium stehenden Zahnanlagen ein mehr oder weniger wohl ausgebildetes Schmelzorgan mit allen charakteristischen Eigentümlichkeiten aufweisen und daß sie sich — abgesehen von der frühzeitig einsetzenden Atrophie der Schmelzpulpa — von typischen Säugetierzahnanlagen in keiner Hinsicht unterscheiden. Aus dieser Tatsache geht somit einwandfrei hervor, daß die Entwicklung des schmelzlosen *Orycteropus*-Zahnes in genau derselben Weise von statten geht wie die eines jeden andern Säugetierzahnes, und daß die eigenartige Zerteilung des *Orycteropus*-Zahnes in Einzelzähnchen erst viel später — vielleicht unter den von Lönnberg angegebenen Verhältnissen — erfolgt. Irgendwelche Anzeichen für die eigentümliche Struktur der *Orycteropus*-Zähne konnte ich infolgedessen bei den jungen Zahnanlagen nicht wahrnehmen.

Was ferner die Zahl der vorliegenden Milchzahnanlagen anbetrifft, so ist sie im Vergleich zu der Anzahl der von Thomas, Lönnberg und Broom angegebenen Milchzähne eine etwas größere. Im Unterkiefer fand ich auf jeder Seite vierzehn, im Oberkiefer zwölf Milchzahnanlagen, von denen die vier letzten, wie ich gezeigt habe, als Anlagen der Milchpraemolaren anzusprechen sind. Thomas entdeckte dagegen im Unterkiefer jederseits vier, im Oberkiefer sieben Milchzähne; Lönnberg fand auf einer Oberkieferseite zehn Milchzähne, während Broom sowohl im Oberkiefer als auch im Unterkiefer auf jeder Seite zehn Milchzähne feststellen konnte. Jedenfalls läßt sich aus diesen verschiedenartigen Angaben der Schluß ziehen, daß die Zahl der sich völlig

entwickelnden und eine Zeitlang funktionierenden Milchzähne sehr unbeständig ist. Bei der Betrachtung der vorliegenden *Orycteropus*-Zahnanlagen haben wir nun aber gesehen, daß einige der vorderen Milchzahnanlagen dermaßen rudimentär sind, daß sie sich wohl nicht zu typischen Milchzähnen entwickeln können und mit Bestimmtheit schon in ihren ersten Entwicklungsstadien zugrunde gehen. Schalten wir daher von den vorhandenen Milchzahnanlagen nur einige wenige aus, so wird die Zahl der sich zu Milchzähnen entwickelnden Zahnanlagen der von Broom angegebenen Anzahl annähernd gleichkommen.

Noch in einer anderen Beziehung ist eine auffallende Übereinstimmung der vorliegenden Milchzahnanlagen mit den von Thomas beschriebenen Milchzähnen vorhanden. Nach Thomas' Feststellungen besitzt der letzte und drittletzte Milchzahn im Vergleich zu den übrigen eine bedeutende Größe und einen hohen Entwicklungsgrad; in gleicher Weise ist auch von den Milchzahnanlagen, wie ich geschildert habe, die letzte und drittletzte bei weitem höher entwickelt als die übrigen.

Endlich möchte ich noch darauf hinweisen, daß die *Orycteropus*-Zahnanlagen hinsichtlich ihrer frühzeitig atrophierenden Schmelzpulpa die größte Ähnlichkeit mit den von Ballowitz und Röse dargestellten *Dasypus*-Zahnanlagen besitzen.

---

Am Schluß dieser Abhandlung drängt es mich, Herrn Prof. Dr. med. et phil. Ballowitz für die Anregung zu der Untersuchung und die Überlassung des wertvollen Materials meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Münster i. W., im Februar 1912.

---

## Literaturverzeichnis.

E. Ballowitz, Das Schmelzorgan der Edentaten, seine Ausbildung im Embryo und die Persistenz seines Keimrandes beim erwachsenen Tier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XL. 1892. S. 133.

— Die Bedeutung des Schmelzorgans. Vortrag mit Demonstrationen, gehalten am 7. Mai 1892 in der Sitzung des Greifswalder Medizinischen Vereins. Deutsche Medizinische Wochenschrift 1892, 18. Jahrgang, Seite 899.

R. Baume, Versuch einer Entwicklungsgeschichte des Gebisses. Leipzig 1882.

— Lehrbuch der Zahnheilkunde. Leipzig 1890.

A. Brandts, Dissertatio zoologica inauguralis de Tardigradis. Lugduni Batavorum 1828. p. 38.

R. Broom, The dental Formula of Orycteropus. Nature, a Weekly illustrated Journal of Science. London 1907. Vol. LXXVI. p. 294.

A. v. Brunn, Über die Ausdehnung des Schmelzorgans und seine Bedeutung für die Zahnbildung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887. p. 624.

— Beiträge zur Erkenntnis der Zahnentwicklung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVIII. 1891. S. 142.

G. Cuvier, Recherches sur les ossemens fossiles. Paris 1823. p. 134.

M. Duvernoy, Mémoire sur les Orycteropes du Cap, du Nil Blanc ou d'Abyssinie, et du Sénégal, et sur leurs caractères spécifiques, suivi de nouvelles recherches sur la composition microscopique de leurs dents. Annales des Sciences naturelles. Zoologie. III. Série. T. XIX. Paris 1853. p. 186.

G. Fischer, Bau und Entwicklung der Mundhöhle des Menschen. Leipzig 1909 S. 220.

W. H. Flower, On the Development and Succession of the Teeth in the Armadillos (Dasypodidae). Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society of London. 1868. p. 378.

W. H. Flower and R. Lydekker, An Introduction to the study of mammals living and extinct. London 1891. p. 208.

P. Gervais, Famille des Dasypodés. Histoire naturelle des mammifères. Paris 1855. p. 254.

— Remarque au sujet du système dentaire de l'Aï. Journal de Zoologie. Paris 1873. p. 434.

C. G. Giebel, Säugetiere. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig 1874—1900. p. 147.

J. Hensel, Beiträge zur Kenntnis der Säugetiere Südbrasiliens. Abhandl. d. Königl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1872. p. 103.

H. F. Jäger, Anatomische Untersuchung des Orycteropus capensis. Stuttgart 1837.

A. Klinckowström, Zur Anatomie der Edentaten. Zoolog. Jahrbücher. Bd. VIII. 1895. S. 481.

R. Krauss, Über ein neues Gürteltier aus Surinam. Troschels Archiv für Naturgeschichte. 28. Jahrgang. I. Bd. Berlin 1862. p. 19.

W. Kükenthal, Bemerkung über Säugetierbezahnung. Anat. Anz. 6. Jahrgang. 1891. S. 234.

— Über den Ursprung und die Entwicklung der Säugetierzähne. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft. Bd. XXVI. N. F. 19. 1892. S. 479.

— Zur Dentitionenfrage. Anat. Anz. 10. Jahrgang. 1895. S. 653.

E. Lönnberg, On a new Orycteropus from Northern Congo and some remarks on the dentition of the Tubulidentata. Arkiv för Zoologi. Uppsala e Stockholm. Bd. III. 1906. p. 23.

W. Leche, Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugetieren. Morph. Jahrb. Bd. XIX. 1893. S. 527.

— Nachträge zu den Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugetieren. Morph. Jahrb. Bd. XX. 1893. S. 502.

— Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere, zugleich ein Beitrag zur Stammesgeschichte dieser Tiergruppe. 1. Teil. Ontogonie. Bibl. Zool. 17. Heft. Stuttgart 1895. S. 160.

— Zur Dentitionenfrage. Anat. Anz. Bd. XI. 1896. S. 270.

W. Leche, Säugetiere. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig 1874—1900. S. 1006.

R. Owen, On the Anatomy of Vertebrates. Vol. III. Mammals. London 1868. p. 272.

G. Pouchet et L. Chabry, Contribution à l'odontologie des Mammifères. Journal de l'anatomie et de la physiologie. Paris 1884. Bd. XX. 3. p. 173.

W. Rapp, Anatomische Untersuchungen über die Edentaten. Tübingen 1843.

C. Röse, Über die Entwicklung der Zähne des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVIII. 1891. S. 447.

— Beiträge zur Zahnentwicklung der Edentaten. Anat. Anz. 7. Jahrgang. 1892, Nr. 16 und 17 vom 23. Juli 1892. S. 495.

— Über rudimentäre Zahnanlagen der Gattung Manis. Anat. Anz. 7. Jahrgang. 1892. S. 618.

— Zur Phylogenie des Säugetiergebisses. Biolog. Zentralbl. Bd. XII. 1894. S. 624.

J. Reinhardt, Tandforholdene hos Baeltedryslaegten Dasypus Wglr. Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjobenhaven. 1877—1878. p. 1.

G. Schlosser, Über die Deutung des Milchgebisses der Säugetiere. Biolog. Zentralbl. Bd. X. 1982. S. 81.

— Differenzierung des Säugetiergebisses. Biolog. Zentralbl. Bd. X. 1892. S. 238 u. 264.

L. Simon, Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der Bradypodiden. Arch. f. Naturgeschichte. 28. Jahrgang. Bd. I. 1902. S. 180.

A. M. Spurgin, Enamel in the Teeth of an Embryo Edentate (Dasypus novemcinctus Linn.). The American Journal of Anatomy. Baltimore. Vol. III. 1904. p. 75.

O. Thomas, On the Homologies and Succession of the Teeth in the Dasyuridae, with an Attempt to trace the History of the Evolution of Mammalian Teeth in general. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. CLXXVIII. 1887. p. 459.

— A Milk Dentition in Orycteropus. Proceedings of the Royal Society. Vol. XLVII. London 1890. p. 246.

H. W. M. Tims, Tooth-Vestiges and Associated Mouth-Parts in the Manidae. Journal of Anatomy and Physiology London. 1908. Vol. XLII. Part. IV. p. 375.

C. S. Tomes, On the Existence of an Enamel Organ in an Armadillo (Tatusia Peba). Quarterly Journal of Microscopical Science London. 1874. p. 44.

M. Weber, Beiträge zur Anatomie und Entwicklung des Genus Manis. Zool. Ergebn. einer Reise in Niederl. Ostindien. Leiden 1891—1892. S. 104.

— Die Säugetiere. Jena 1904.

J. Zuckerkandl, Entwicklung der Zähne. — Dentition. Scheffs Handbuch der Zahnheilkunde. 3. Aufl. Bd. I. Wien—Leipzig 1909. S. 146.

## Erklärung der Abbildungen.

### Vorbemerkungen.

Alle Abbildungen sind nach mit Hämatoxylin gefärbten Schnitten angefertigt, welche den Querschnitts-Serien durch Ober- und Unterkiefer des Fetus vom Erdferkel (*Orycteropus capensis* Geoffr.) entnommen waren; die Scheitel-Steißlänge des Fetus betrug 11,8 cm.

Die Figuren 1—5 und 10—14 wurden nach Leitz, Obj. 3, Oc. 3, die Figuren 6—9 und 15—17 nach Leitz, Obj. 3, Oc. 1 mit ausgezogenem Tubus gezeichnet. Alle diese Figuren sind sodann bei lithographischer Reproduktion um $^1/_3$ ihrer Größe verkleinert worden.

### Tafel XXII.

Fig. 1. Anlage des ersten Milchprämolaren des rechten Unterkiefers Die Zellen des Schmelzorgans und der Papille zeigen die ersten Anfänge einer Differenzierung.

Fig. 2. Anlage des zweiten Milchprämolaren des rechten Unterkiefers. Die Zellen des Schmelzorgans und der Papille lassen sich in ihren charakteristischen Differenzierungen deutlich erkennen.

Fig. 3. Anlage des dritten Milchprämolaren des rechten Unterkiefers. Die Zahnanlage steht in ihrem Entwicklungszustand zwischen den Anlagen des ersten und zweiten Milchprämolaren.

Fig. 4. Anlage des vierten Milchprämolaren des rechten Unterkiefers. Die Zahnanlage zeigt unter allen Zahnanlagen des Unterkiefers den höchsten Entwicklungsgrad. Eine schmale Dentinschicht hat sich bereits abgesondert.

Fig. 5. Anlage des ersten permanenten Molaren des rechten Unterkiefers. Der Entwicklungszustand der Zahnanlage ist ein sehr junger. Die Zahnanlage hat einen bedeutenden Umfang.

Fig. 6. Anlage des zweiten rudimentären Zahnes des rechten Unterkiefers. Die Zahnanlage besitzt in gleicher Weise wie die übrigen rudimentären Zahnanlagen eine sehr unvollkommene Entwicklungsstufe und eine sehr geringe Ausdehnung.

Fig. 7. Anlage des siebenten rudimentären Zahnes des rechten Unterkiefers.

Fig. 8. Anlage des neunten rudimentären Zahnes des rechten Unterkiefers.

Fig. 9. Anlage des zehnten rudimentären Zahnes des rechten Unterkiefers.

Fig. 10. Anlage des ersten Milchprämolaren des linken Oberkiefers. Die Zahnanlage ist in der Entwicklung etwas weiter vorgeschritten als die entsprechende Zahnanlage des Unterkiefers (Fig. 1).

## Tafel XXIII.

Fig. 11. Anlage des zweiten Milchprämolaren des linken Oberkiefers. Die Zahnanlage ist der korrespondierenden Zahnanlage des Unterkiefers (Fig. 2) in der Entwicklung um ein weniges voraus.

Fig. 12. Anlage des dritten Milchprämolaren des linken Oberkiefers. Die Zahnanlage steht auf nahezu derselben Entwicklungsstufe wie die entsprechende Zahnanlage des Unterkiefers (Fig. 3).

Fig. 13. Anlage des ersten permanenten Molaren des linken Oberkiefers. Die Zahnanlage steht in der Entwicklung hinter der korrespondierenden Zahnanlage des Unterkiefers (Fig. 5) ein wenig zurück.

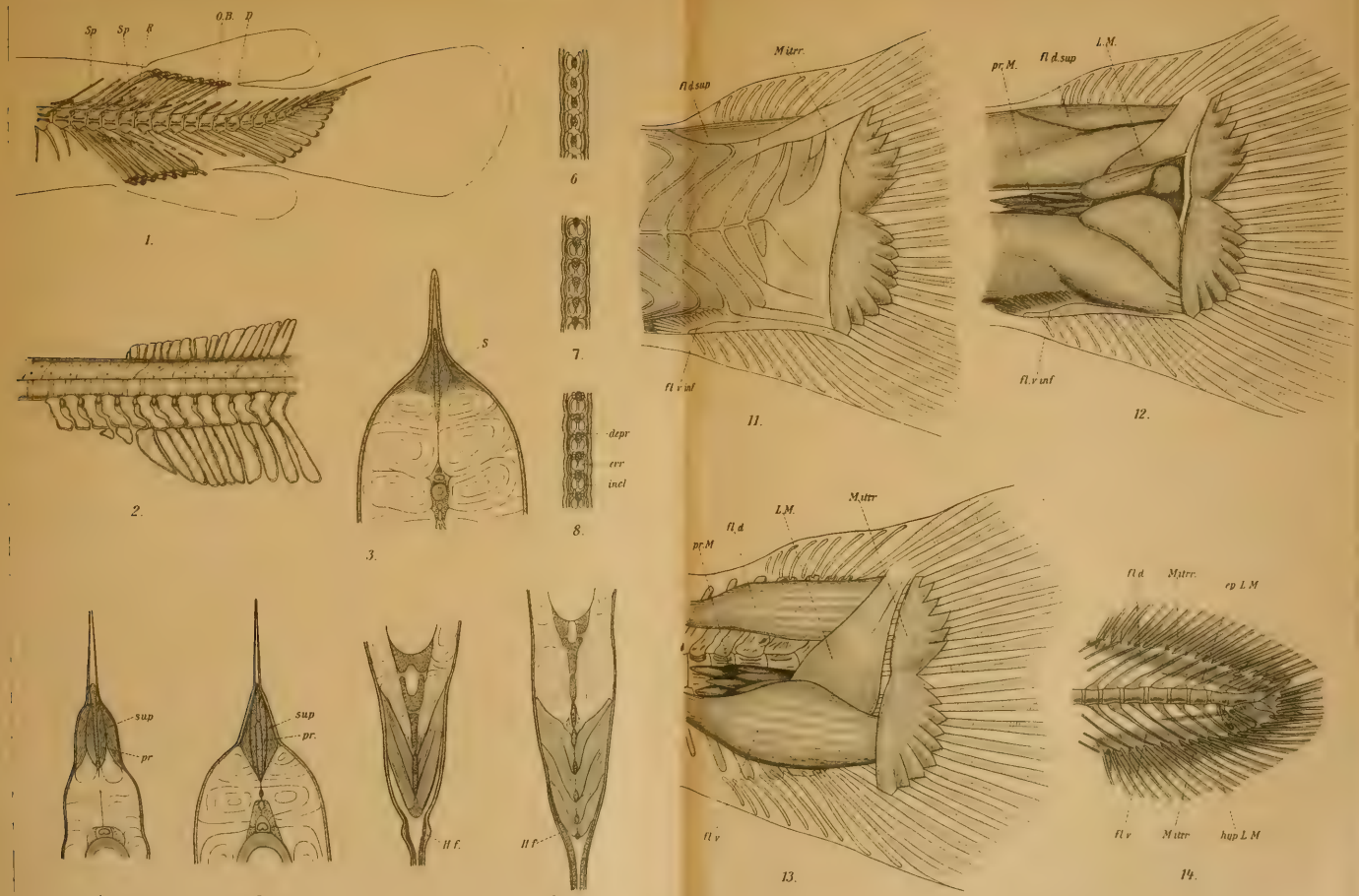
Fig. 14. Anlage des zweiten permanenten Molaren des linken Oberkiefers. Die Zahnanlage besitzt einen etwas jüngeren Entwicklungsgrad als die entsprechende Zahnanlage des Unterkiefers.

Fig. 15. Anlage des ersten rudimentären Zahnes des rechten Oberkiefers. Der Entwicklungszustand dieser Zahnanlage, wie auch der folgenden rudimentären Zahnanlagen, ist im Vergleich zu den rudimentären Zahnanlagen des Unterkiefers ein wenig höher ausgebildet.

Fig. 16. Anlage des zweiten rudimentären Zahnes des rechten Oberkiefers.

Fig. 17. Anlage des achten rudimentären Zahnes des rechten Oberkiefers.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



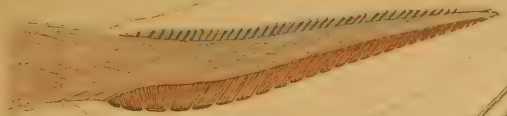

Schmalhausen gez.

Wilhelm Engelmann in Leipzig

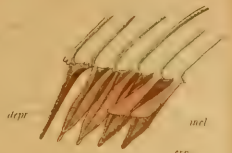
Lith. Anst. v. Schütze Arndt Jena

19

15



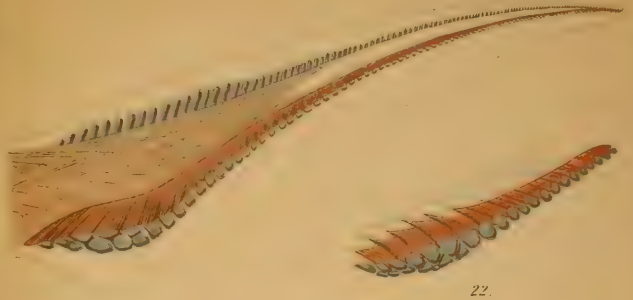
16




20

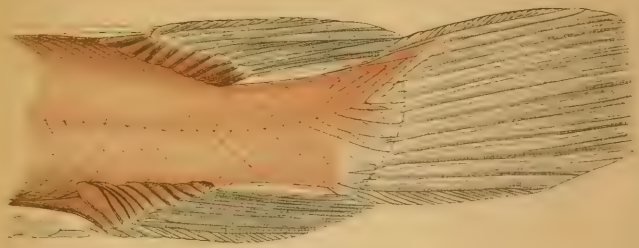
17

18



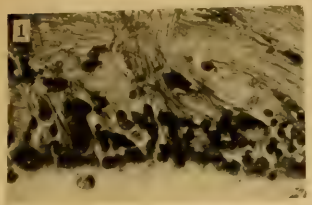
21

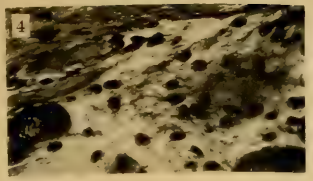
22

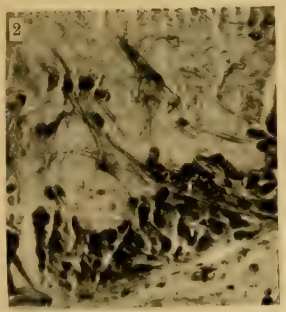


23

24

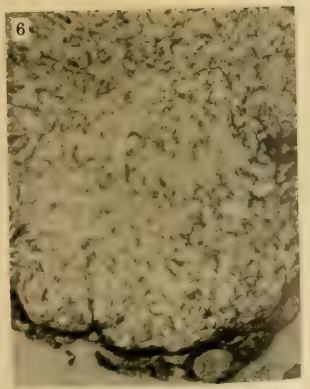

1

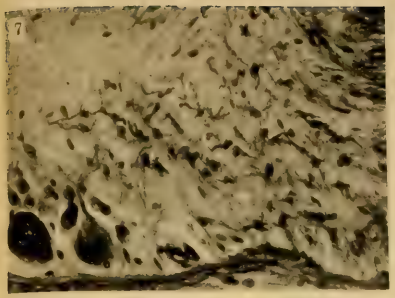

4

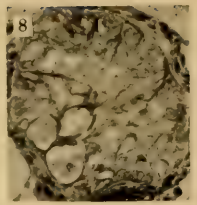

2

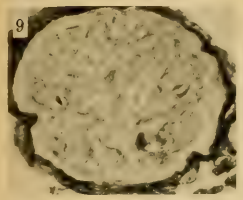
5

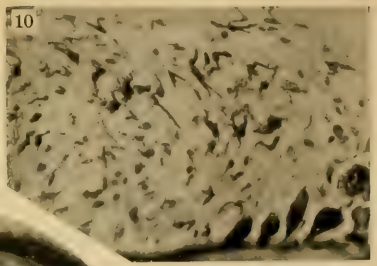
3

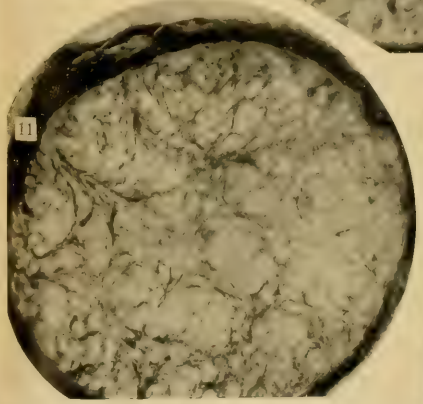

6


7

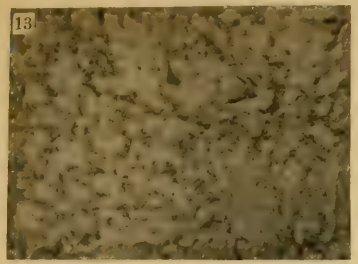

8


9


10

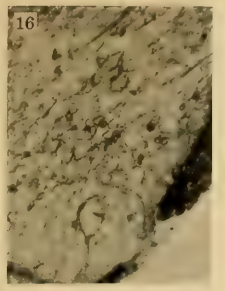

11

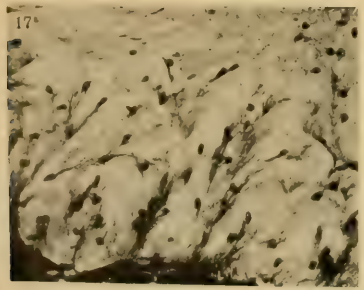
12

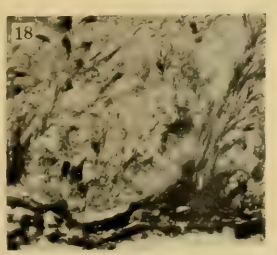

13

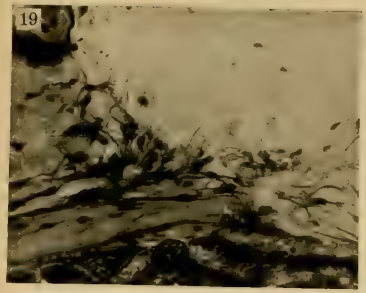
14

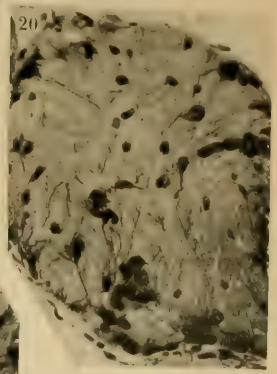
15

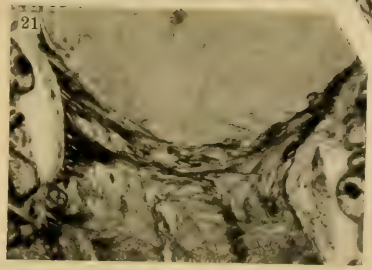

16


17

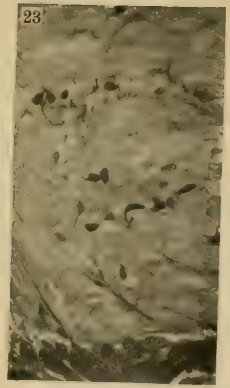

18

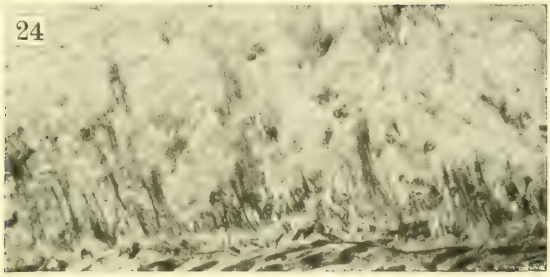

19

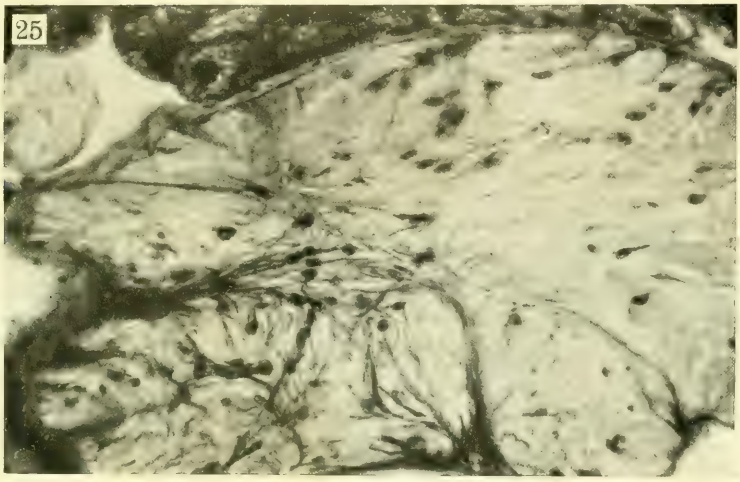

20

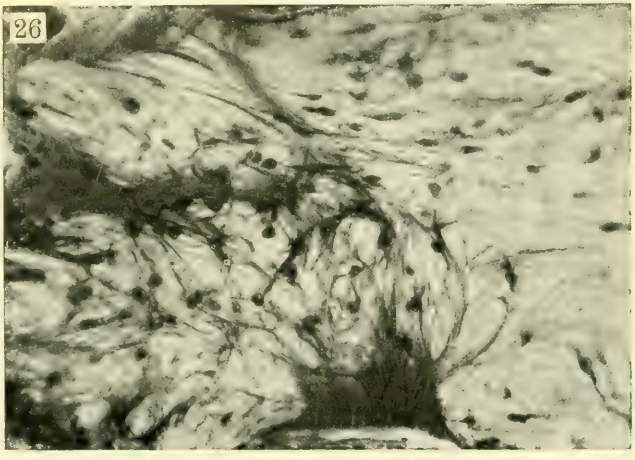

21

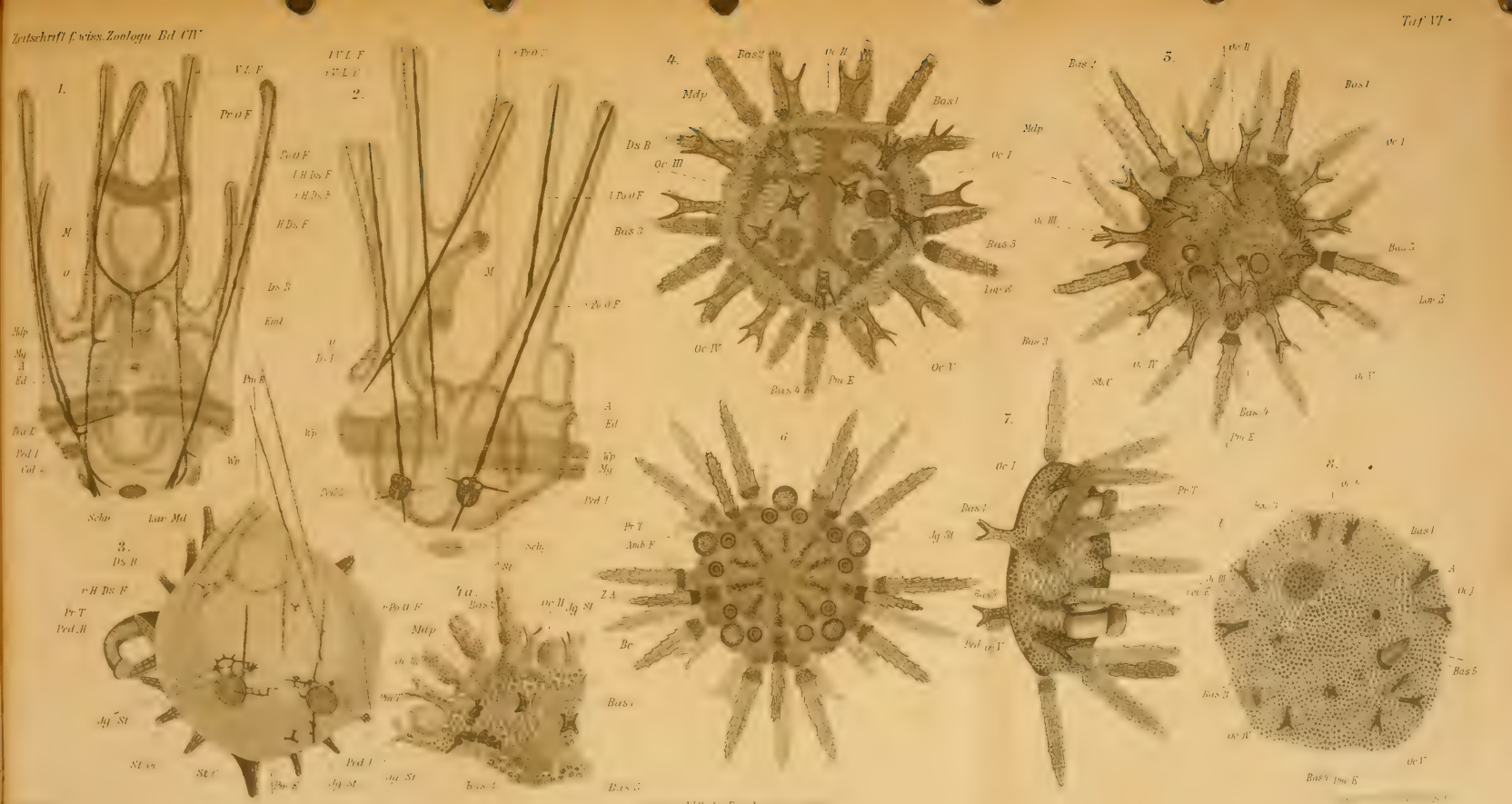
22

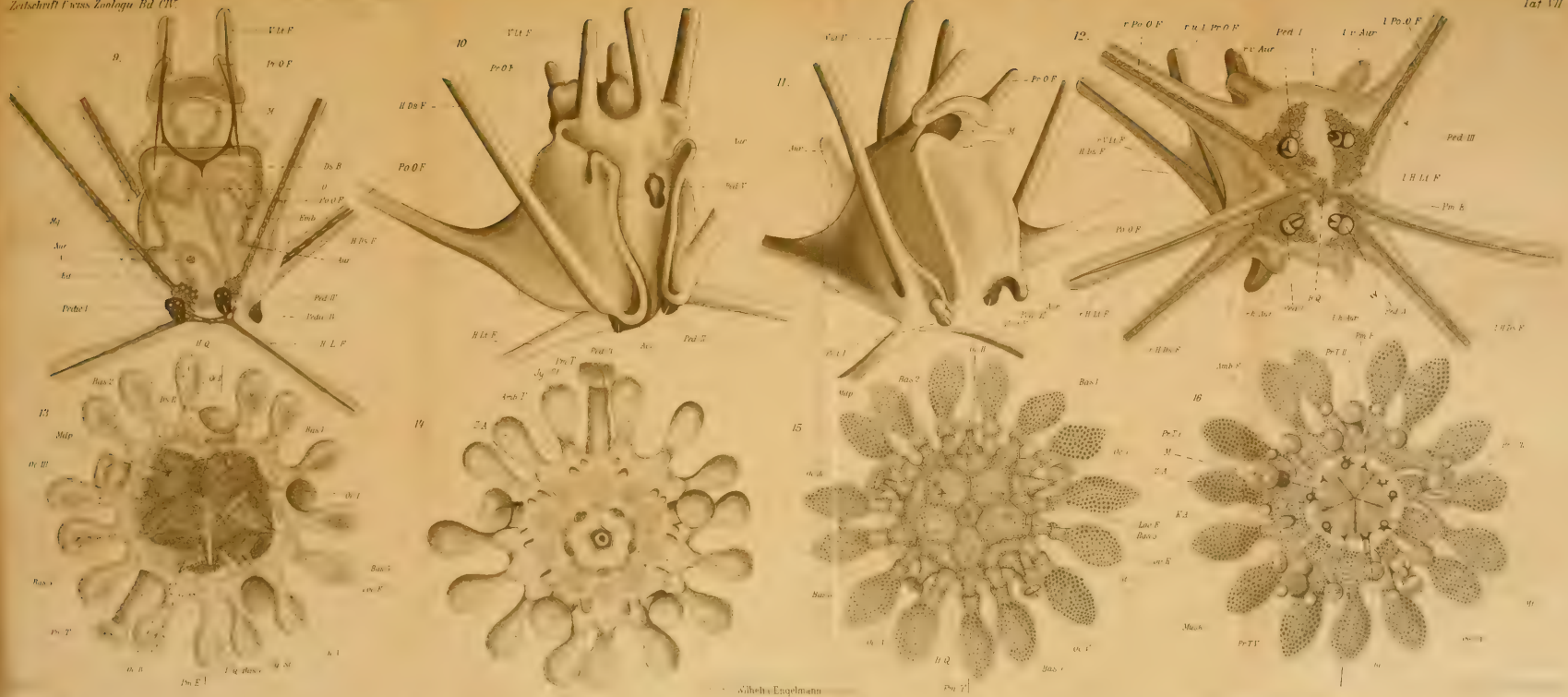

23


24


25


26


1.
2.
3.
4.
5.
7.
8.
Wilhelm Engelmann




Wilhelm Engelmann

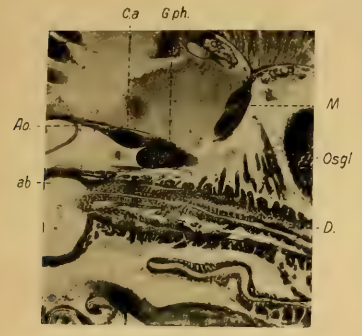



Fig. 1

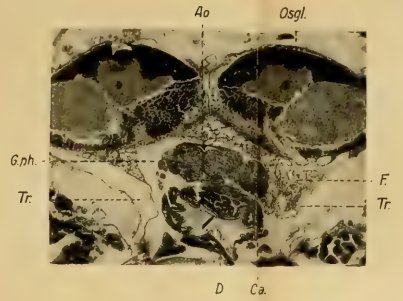



Fig. 2

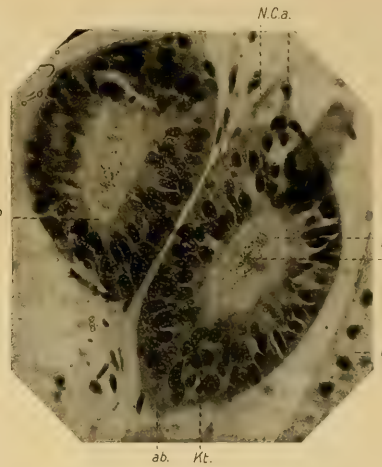



Fig. 3

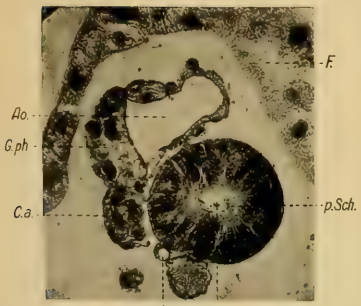



Fig. 4

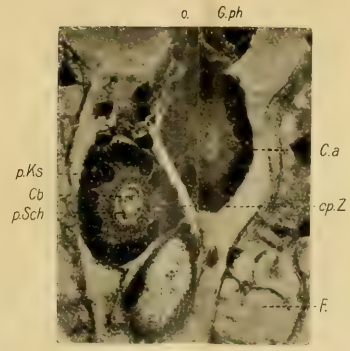



Fig. 5

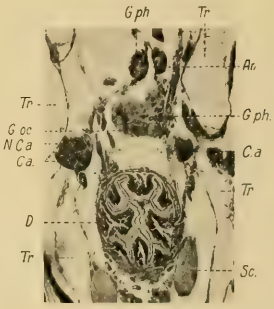



Fig. 6

Kabert, phot

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

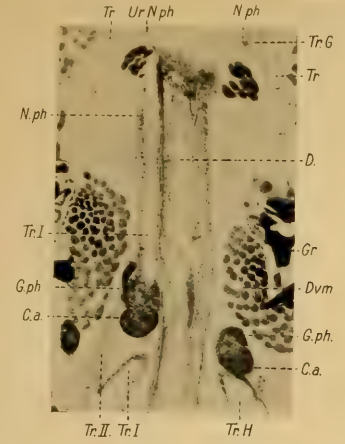



Fig. 7

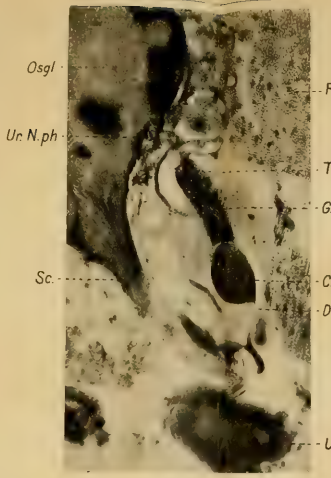



Fig. 8

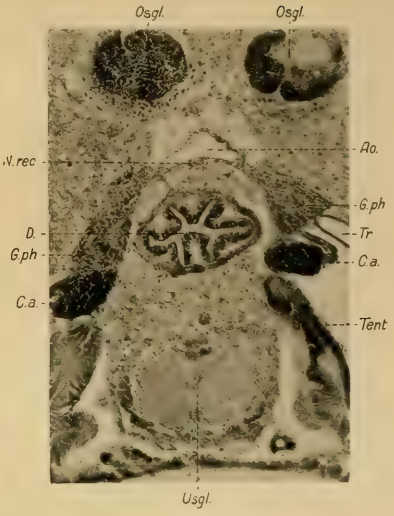



Fig. 10

Fig. 9

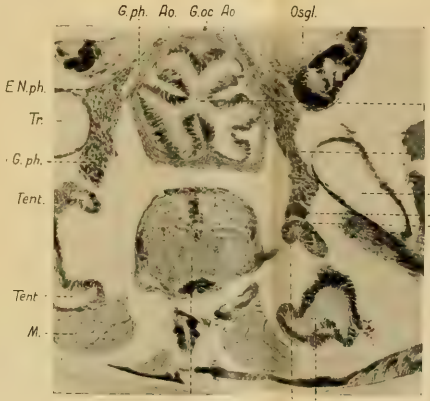



Fig. 11

Fig. 12

Nabert, phot.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

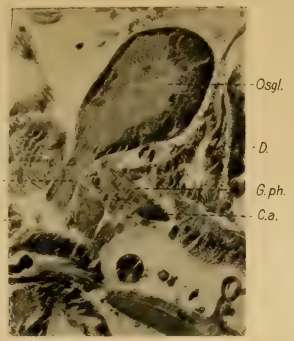



Fig. 13

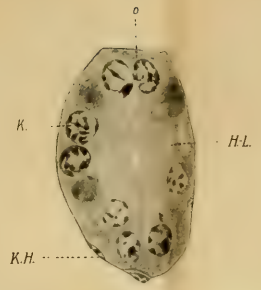



Fig. 14

Fig. 15

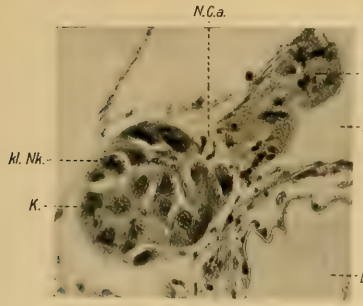



Fig. 16

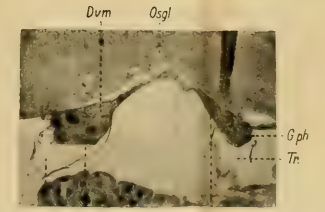



Fig. 17

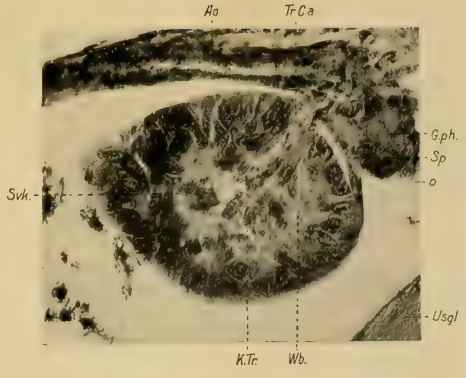



Fig. 21

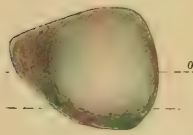



Fig. 18

Fig. 19

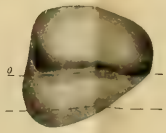



Fig. 20

Nabert. phot. u. gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

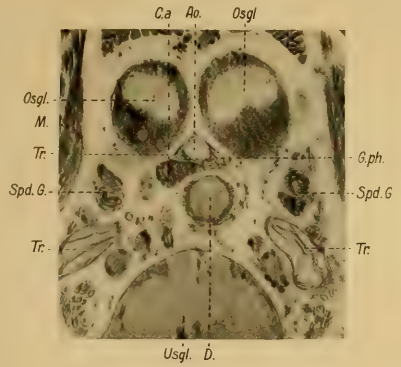



Fig. 22

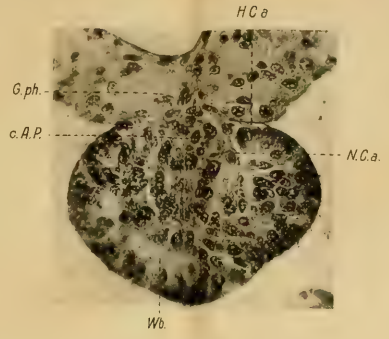



Fig. 23

Fig. 24

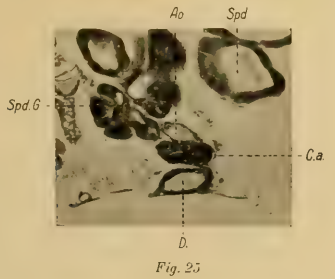



Fig. 25

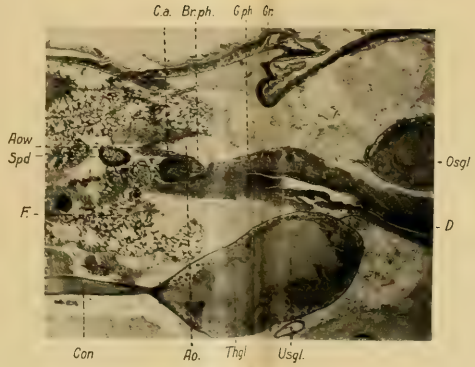



Fig. 26

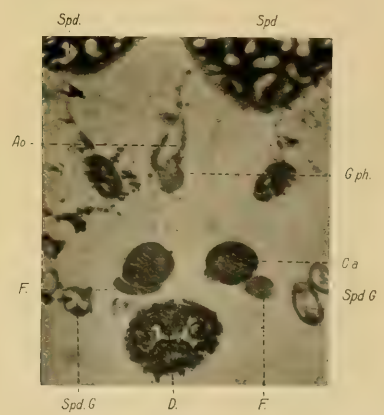



Fig. 27

Nabert. phot.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

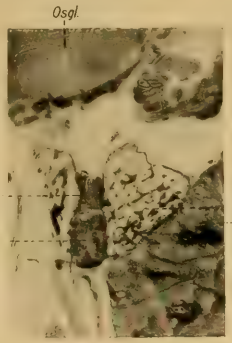



Fig. 28

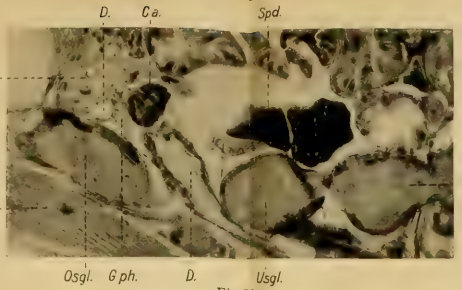



Fig. 29

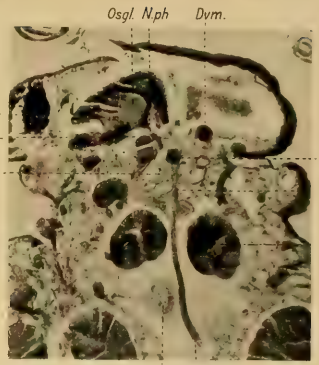



Fig. 30

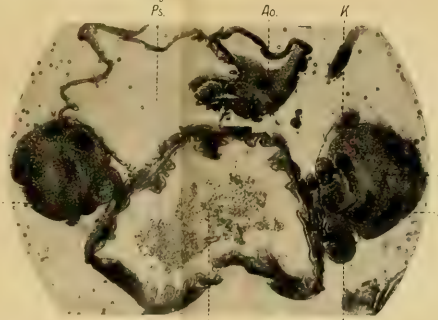



Fig. 31

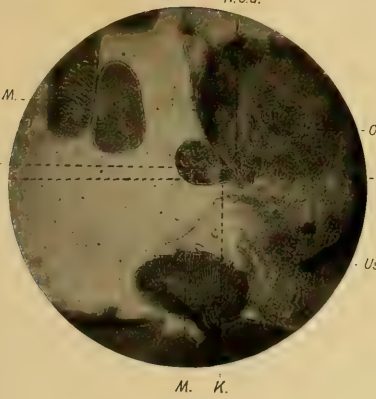



Fig. 34

Fig. 35

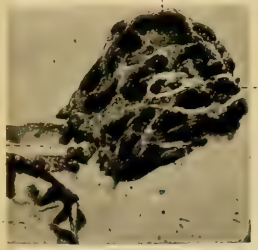



Fig. 32

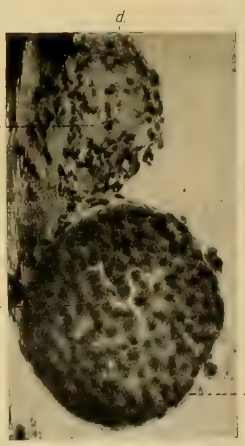



Fig. 33

Nabert. phot. u. gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Fig. 1.

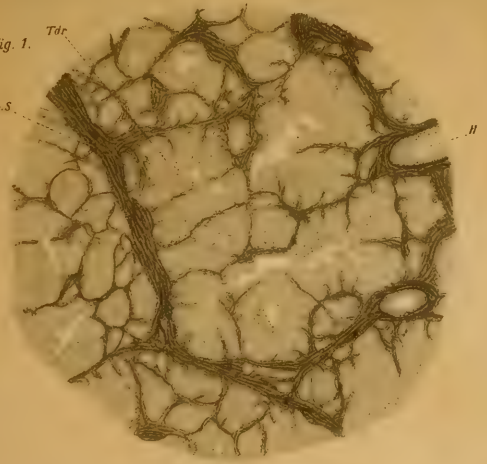



Fig. 2.

Fig. 3.

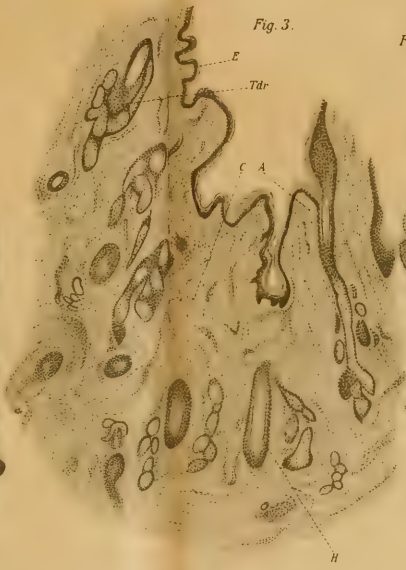
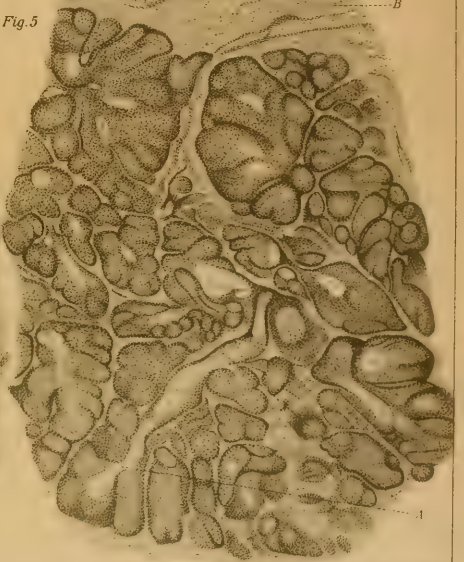


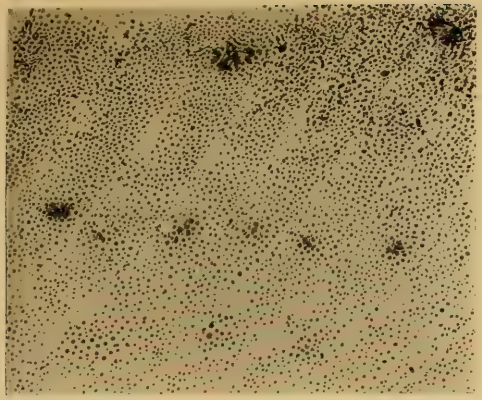

Fig. 4

Fig. 5

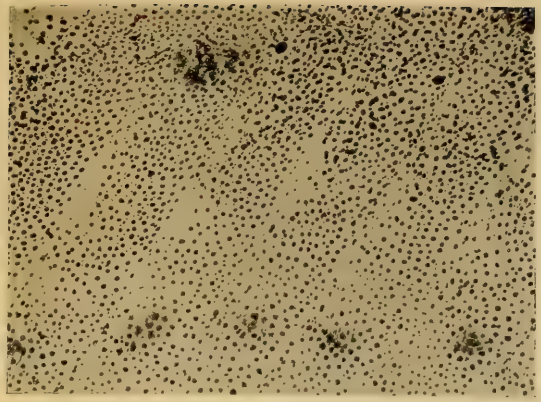



Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

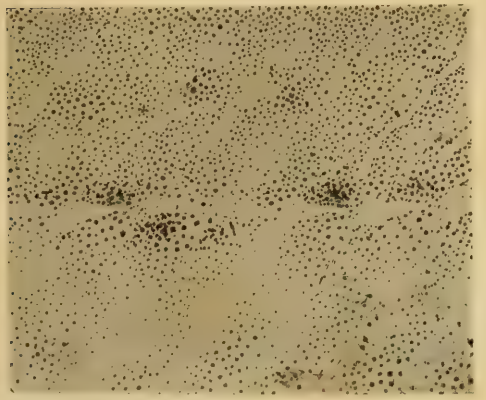
Lith. Anst. v. Johannes Arnold, Leipzig



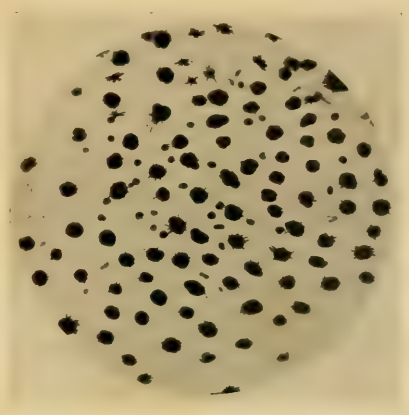
1



3



2

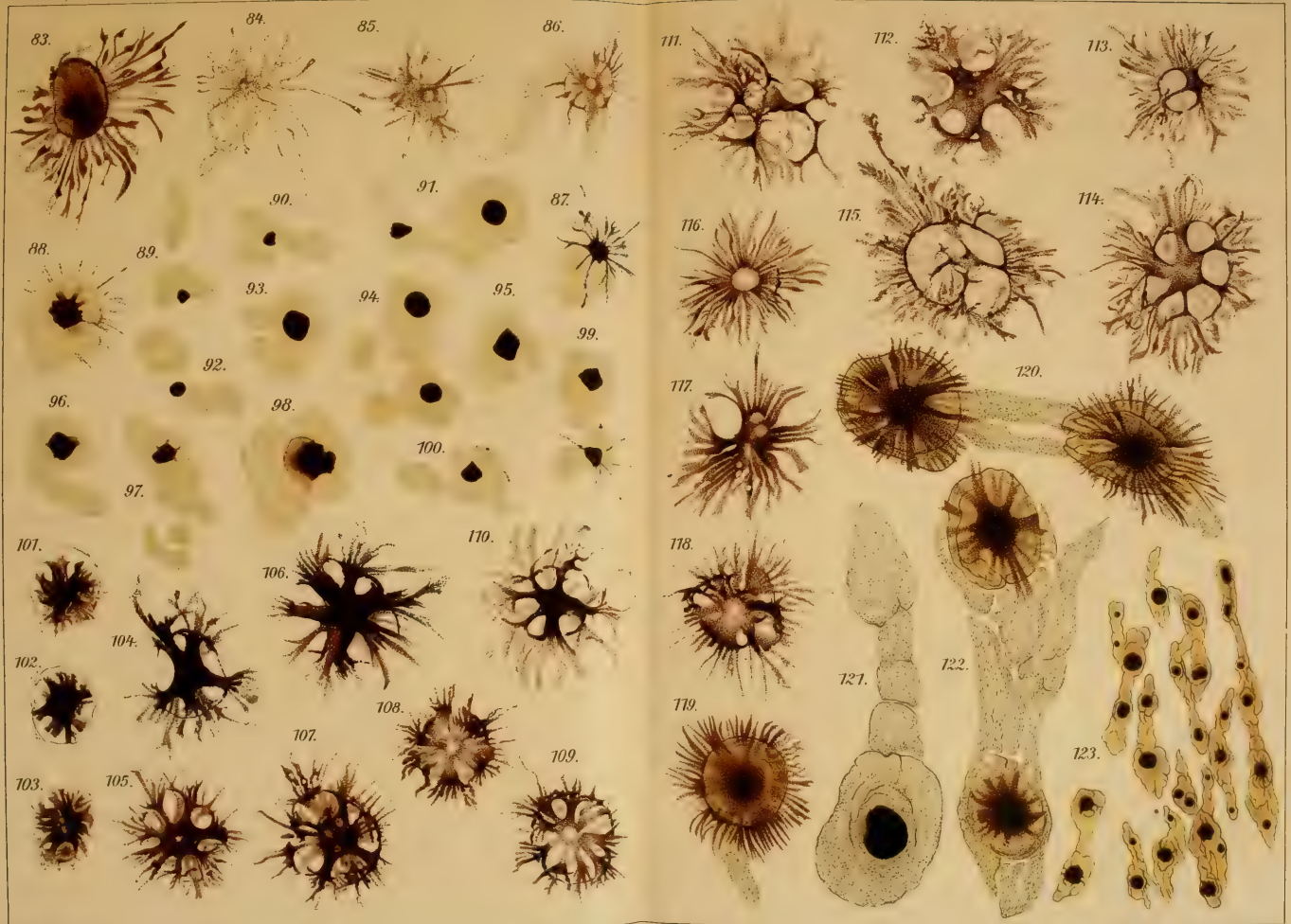


4

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

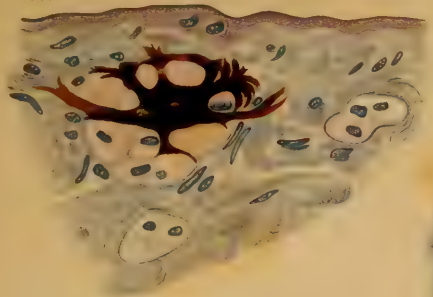
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig



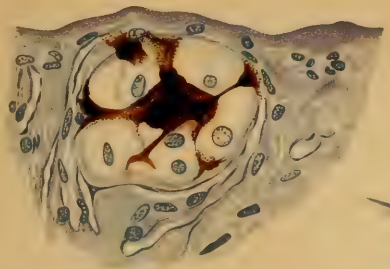

Kate Schlick gez. Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

124.

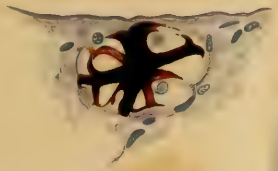


125.

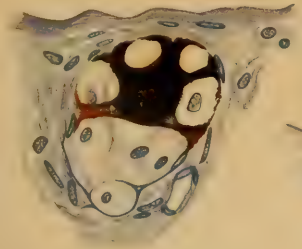
126.



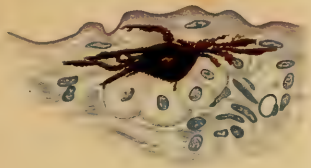
127.



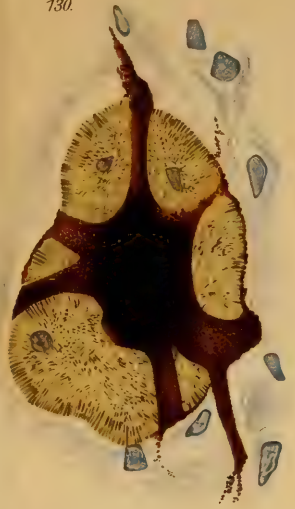
128.



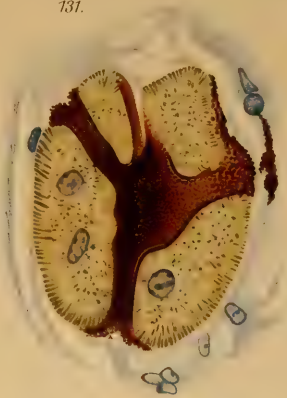
129.



130.

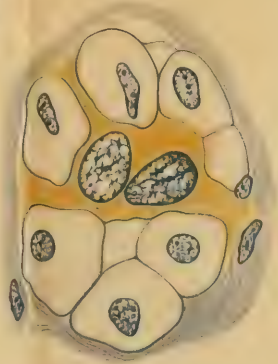


131.



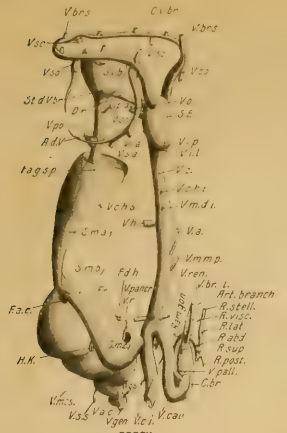
132.

133.

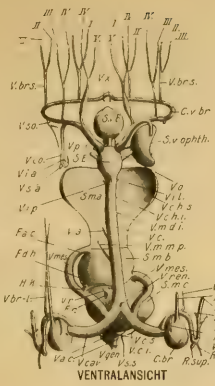


Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

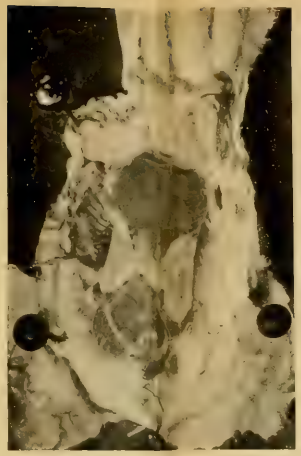
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig



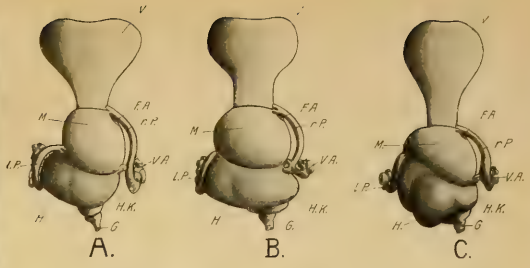

1



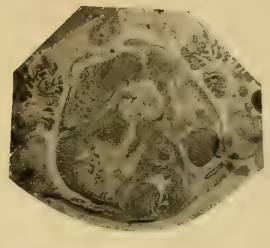

2



3



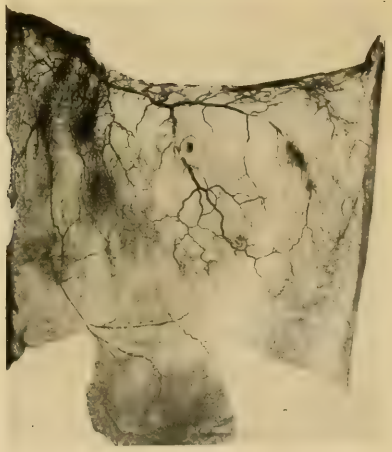

4



7

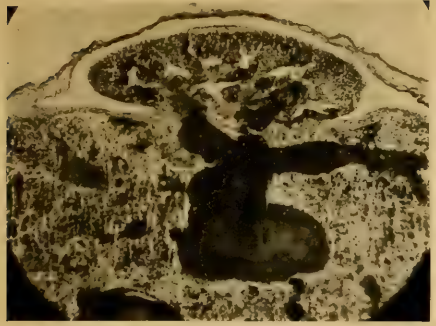
6

5

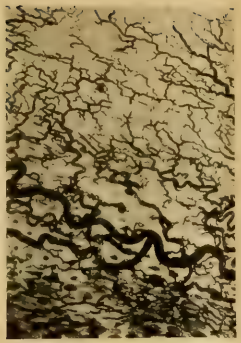


8

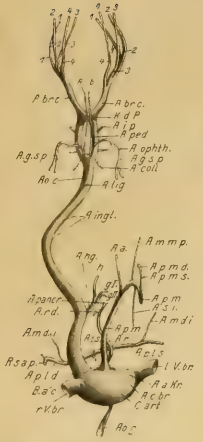
G. Grimpe gez.



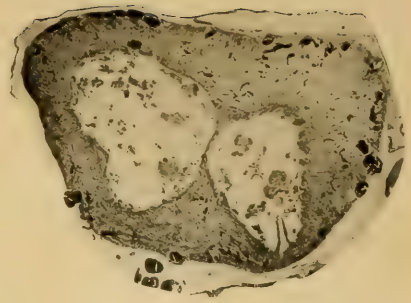
9



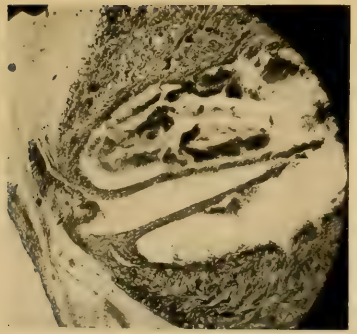
10



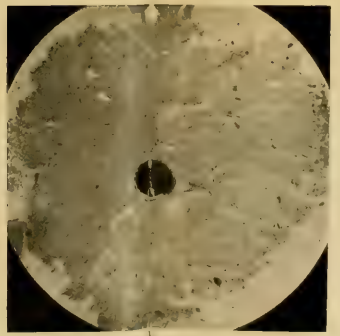

11



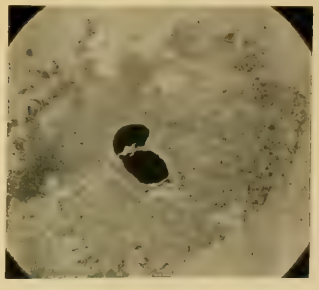
12



13



14a

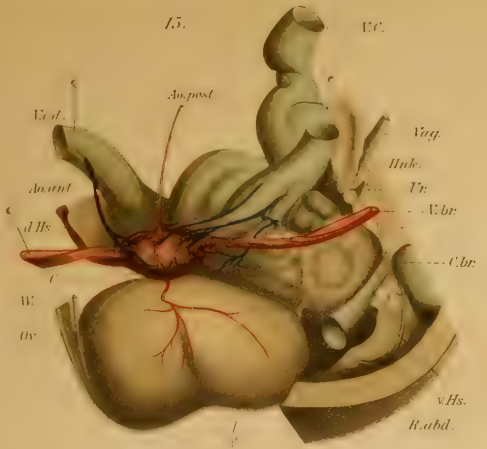


14b

G. Grimpe gez.

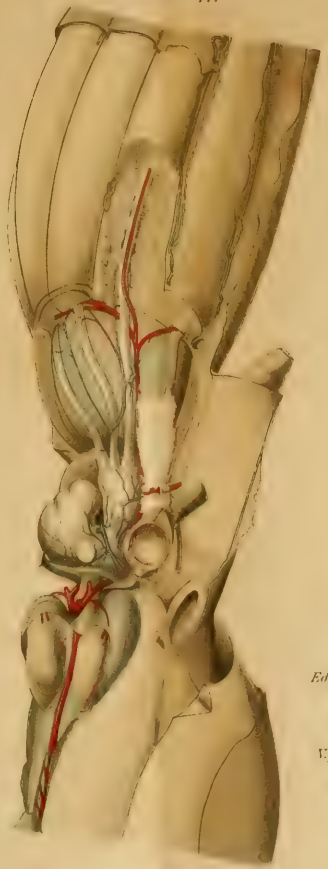
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

15.



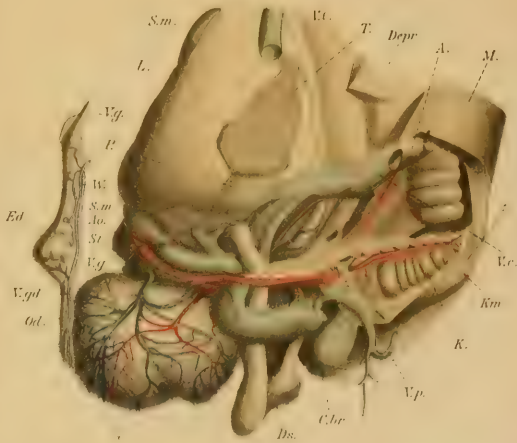

16.

17.

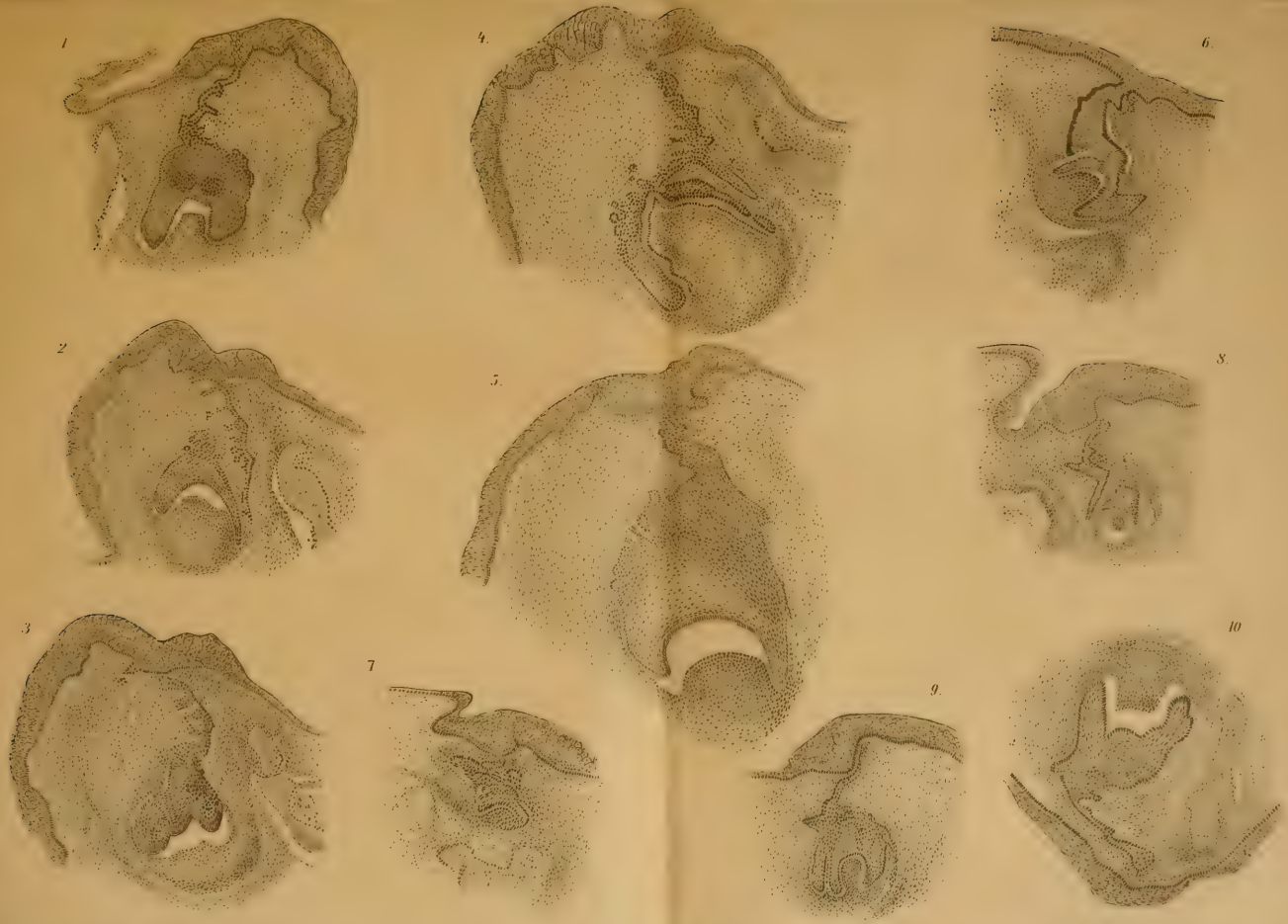


18.

19.




Wilhelm Engelmann

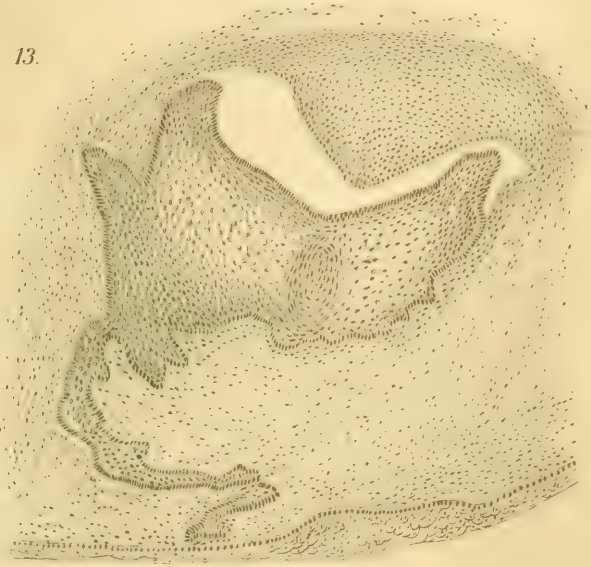



Wilhelm Engelmann

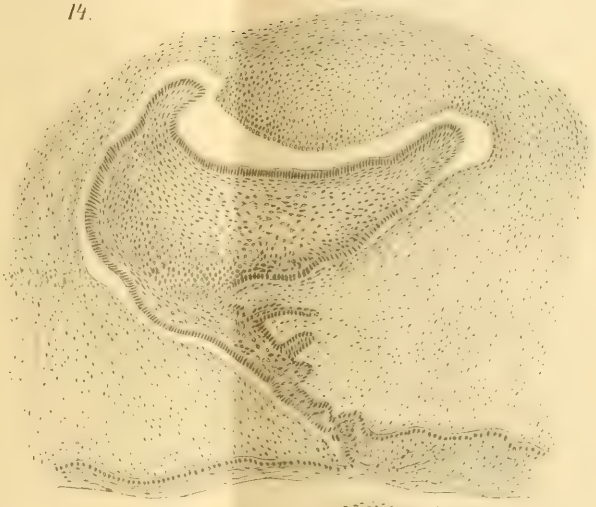
11.

12

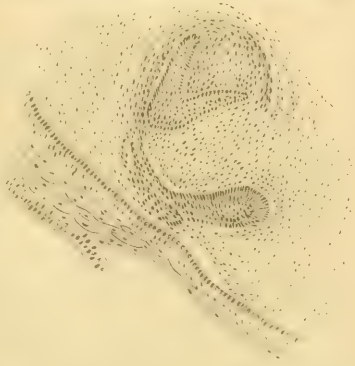
13.



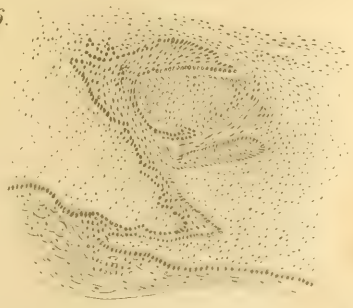
14.



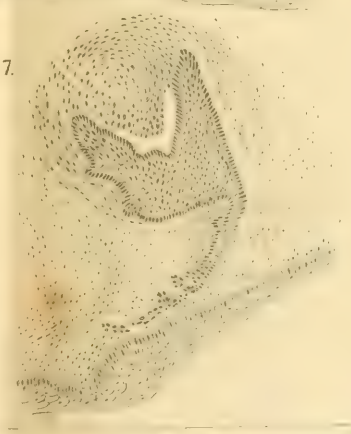
15.



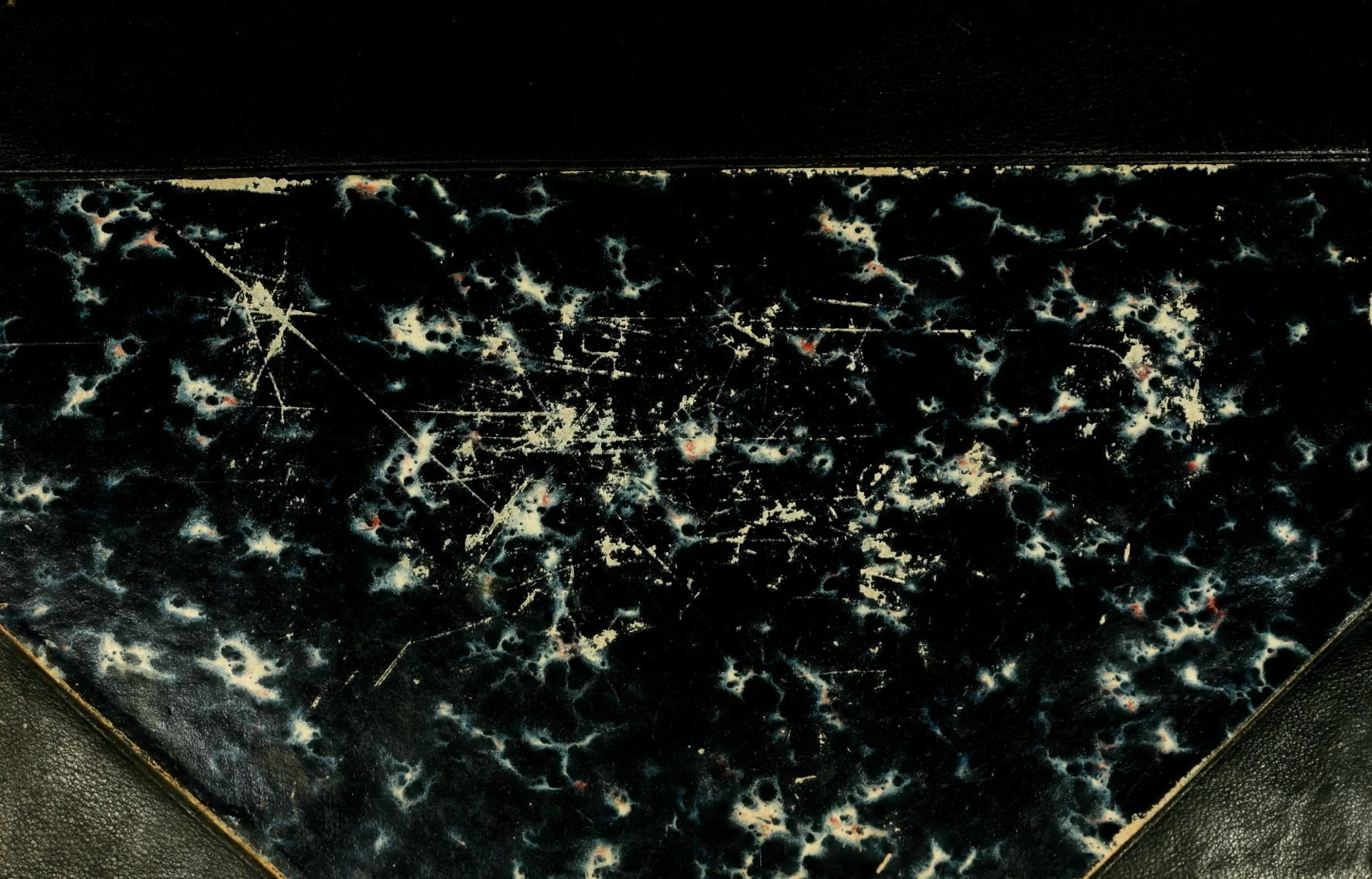
16.



17.



Wilhelm Engelmann

MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 01849

1809